



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

Caracterización morfológica y molecular de las especies del género *Croton* L. (Euphorbiaceae) denominadas “sangre de grado” en la Amazonía peruana

TESIS

Para optar el Título Profesional de Bióloga con mención en
Botánica

AUTOR

Malu Isaura ORE RENGIFO

ASESORES

Dra. Mónica ARAKAKI MAKISHI

Dra. Ricarda RIINA (Co-asesora)

Lima, Perú

2019



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Ore, M. (2019). *Caracterización morfológica y molecular de las especies del género Croton L. (Euphorbiaceae) denominadas “sangre de grado” en la Amazonía peruana*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
(Universidad del Perú, Decana de América)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGA CON MENCIÓN EN BOTÁNICA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)**

Siendo las 15:16 horas del 16 de abril de 2019, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al Título Profesional de Bióloga con mención en **Botánica** de **MALU ISAURA ORE RENGIFO**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° **002-EPCB-2019**, la titulando expuso su tesis: **"CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y MOLECULAR DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Croton* L. (EUPHORBIACEAE) DENOMINADAS "SANGRE DE GRADO" EN LA AMAZONÍA PERUANA"**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 20, calificativo: Aprobado con máximos honores.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el Título Profesional de Bióloga con mención en **Botánica** a **MALU ISAURA ORE RENGIFO** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 16:20 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 16 de abril de 2019.

Dra. JOAQUINA ALBAN CASTILLO
(PRESIDENTA)

Dra. MONICA ARAKAKI MAKISHI
(ASESORA)

Mg. ASUNCION CANO ECHEVARRIA
(MIEMBRO)

Mg. RAFAEL LA ROSA LOLI
(MIEMBRO)

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	VII
ABREVIATURAS	IX
RESUMEN	XV
ABSTRACT	XVI
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	3
2.1. FAMILIA EUPHORBIACEAE	3
2.2. GÉNERO <i>CROTON</i>	4
2.2.1. Estado actual de la taxonomía del género <i>Croton</i>	4
2.2.2. Análisis filogenéticos en el género <i>Croton</i> L.	8
2.2.3. Origen y evolución del género <i>Croton</i> L.	9
2.3. DISTRIBUCIÓN E IMPORTANCIA DEL GÉNERO <i>CROTON</i> EN PERÚ	10
2.3.1. Especies arbóreas denominadas “sangre de grado” en el Perú	10
2.3.2. Distribución del género <i>Croton</i> en el Perú	11
2.3.3. Importancia del género <i>Croton</i> “sangre de grado” en el Perú	14
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	16
3.1. HIPÓTESIS	16
3.2. OBJETIVOS	16
3.2.1. General	16
3.2.2. Específicos	16
4. MATERIALES Y MÉTODOS	17
4.1. REVISIÓN DE HERBARIO	17

4.2. COLECTA DE MATERIAL BIOLÓGICO	17
4.3. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA	19
4.3.1. Descripción de especies	20
4.4. CARACTERIZACIÓN MOLECULAR	24
4.4.1. Aislamiento de ADN	24
4.4.2. Amplificación	24
4.4.3. Edición de secuencias y alineamiento de ADN	25
4.4.4. Análisis filogenético	26
5. RESULTADOS	27
5.1. CARACTERES DIAGNÓSTICOS DEL GÉNERO <i>CROTON</i>: CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA	27
5.1.1. Estípulas	27
5.1.2. Nectarios extraflorales	29
5.1.3. Indumento	31
5.1.4. Inflorescencias	34
5.1.5. Flores pistiladas	36
5.1.6. Semillas	38
5.1.7. Látex	40
5.2. TRATAMIENTO TAXONÓMICO	41
5.2.1. Clave para diferenciar secciones del género <i>Croton</i>	41
5.2.1.1. Sección <i>Cleodora</i>	43
i. <i>Croton cajucara</i> Benth.	43
ii. <i>Croton lorentensis</i> Riina & Caruzo.	44
iii. <i>Croton fragrantulus</i> Croizat.	46
iv. <i>Croton pseudofragrans</i> Croizat.	47
5.2.1.2. Sección <i>Corylocroton</i>	49
v. <i>Croton beetlei</i> Croizat.	49
5.2.1.3. Sección <i>Cuneati</i>	52

vi. <i>Croton cuneatus</i> Klotzsch	52
vii. <i>Croton tessmannii</i> Mansf.	56
5.2.1.4. Sección <i>Cyclostigma</i>	59
viii. <i>Croton amentiformis</i> Riina	59
ix. <i>Croton beckii</i> Riina & Feio	61
x. <i>Croton camposii</i> Riina & Ore-Rengifo	64
xi. <i>Croton charaguensis</i> Standl	68
xii. <i>Croton erythrochilus</i> Müll. Arg.	70
xiii. <i>Croton lechleri</i> Müll. Arg.	75
xiv. <i>Croton perspicuosus</i> Croizat	78
xv. <i>Croton pilulifer</i> Rusby	82
xvi. <i>Croton rusbyi</i> Britton ex Rusby	85
xvii. <i>Croton tumbesinus</i> Riina	88
xviii. <i>Croton tyndaridum</i> Croizat	92
xix. <i>Croton</i> sp. I	96
xx. <i>Croton</i> sp. II	99
xxi. <i>Croton</i> sp. III	102
xxii. <i>Croton</i> sp. IV	105
5.2.1.5. Sección <i>Eluteria</i>	108
xxiii. <i>Croton schiedeanus</i> Schldtl.	108
5.2.1.6. Sección <i>Luntia</i>	110
xxiv. <i>Croton matourensis</i> Aubl.	110
xxv. <i>Croton huitotorum</i> Croizat	114
xxvi. <i>Croton palanostigma</i> Klotzsch	115
5.2.1.7. Sección <i>Pachypodi</i>	119
xxvii. <i>Croton maasii</i> Riina & P.E. Berry	119
xxviii. <i>Croton pachypodus</i> G.L. Webster	120
5.2.1.8. Sección <i>Sampatik</i>	123

xix. <i>Croton sampatik</i> Muell. Arg	123
5.3. CARACTERIZACIÓN MOLECULAR	126
5.3.1. Tamaño y estructura del conjunto de datos moleculares	126
5.3.2. Análisis filogenético	126
5.3.2.1. Análisis de ITS	126
5.3.2.2. Análisis de <i>trnL-F</i>	132
5.4. Distribución del género <i>Croton</i>	136
5.4.1. Distribución de especies arbóreas del género <i>Croton</i> en el Perú	136
5.4.2. Distribución de especies denominadas como “sangre de grado” en el Perú	138
6. DISCUSIÓN	139
7. CONCLUSIONES	154
8. RECOMENDACIONES	155
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	156
10. ANEXOS	169
11. GLOSARIO	174

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo del proyecto solo ha sido posible gracias a la ayuda constante de personas que me han acompañado a lo largo de mi camino universitario directa e indirectamente, quienes con cariño y sacrificio estuvieron a mi lado apoyándome profesional y personalmente. Este trabajo solo pudo ser realizado gracias a ustedes.

A mi familia; a mi mamá, mi papá, papito y mamita, por sembrar en mí todos los valores necesarios que me ayudaron a crecer y darme el calor fundamental de un hogar; a mis hermanos Juan, Diana y Danae y a mis primas Norita y Lili, a quienes quiero demasiado y por quienes trato de mejorar cada día más para ser un buen ejemplo a seguir.

A mis dos grandes asesoras, Dra. Mónica Arakaki Makishi, quien además de ser una excelente asesora y profesional, comprometida y dedicada con cada uno de sus estudiantes, para mí fue como una madre y amiga a la vez, quien logró depositar su confianza y a quien agradezco enteramente por ayudar a forjarme en este largo camino y a la Dra. Ricarda Riina, una fuente importante en este trabajo y quien me ayudó a crecer personal y profesionalmente.

A los grandes profesionales quienes me facilitaron el acceso a sus instituciones en diferentes centros de investigación: Mg. Asunción Cano, Dra. Joaquina Albán, Ing. Rodolfo Vásquez, Blga. Rocío Rojas, Blgo. Luis Valenzuela, Dr. Carlos Lado, Dr. Carlos Reynel, Dr. Hugo Dueñas y Blga. Maria Ochoa.

A mis amigos, quienes me han brindado su apoyo incondicional: Pierina, Diego, Zully, Cristina, Pilar, Joselyn, Paola, Adrián, Nabil y Susy; a las personas quienes me ayudaron con las colectas en campo: Sebastián, Adrián, Diego, Luis, Kevin, Lázaro, Michael, Wilfredo, Pablo; a quienes me ayudaron con el procesamiento de mis muestras en

laboratorio: Staci, Susy, Pamela, Whinny y Patcy; y a todos los miembros del laboratorio de Sistemática y Diversidad Vegetal del Museo de Historia Natural de la UNMSM.

Por el apoyo financiero, agradezco a los proyectos: Programa Nacional de Innovación para la Competitividad y Productividad (Innovate Perú)–Contrato 184-PNICP-PIAP-2015, al Programa de Promoción de Tesis de Pregrado 2017 de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, y al Programa de Becas de Movilización 2017 del Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación Tecnológica - FONDECYT, CONCYTEC (Lima, Perú).

ABREVIATURAS

Acrónimos de herbarios

A: Herbarium of the Arnold Arboretum

CUZ: Herbario Vargas, Cuzco

B: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem, Freie Universität Berlin

DAV: University of California, Davis Herbarium

F: Field Museum of Natural History, Chicago

G: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

GHMDD: Herbario Alwyn Gentry de la Universidad Nacional Amazónica de Madre de Dios.

HOXA: Herbario Selva Central, Oxapampa

K: Royal Botanic Gardens, Kew

M: Botanische Staatssammlung München

MA: Herbario del Real Jardín Botánico de Madrid, Madrid

MICH: Herbarium of the University of Michigan in Ann Arbor, Michigan

MO: Herbario del Missouri Botanical Garden, EEUU

MOL: Herbario Augusto Weberbauer de la Universidad Nacional Agraria La Molina

NYBG: The William and Lynda Steere Herbarium of the New York Botanical Garden

USM: Herbario San Marcos del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Regiones genéticas

EMB2259: Embryo defective gene 2259

ITS: Internal transcribed spacer of Ribosomal DNA

matK: Maturase K gene

rbcL: Ribulose biphosphate carboxylase large chain precursor

trnL-F: Chloroplast trnL-F region

ycf1b: Yeast cadmium factor 1 gene

Programas bioinformáticos

MUSCLE: Multiple Sequence Alignment Program

BEAST: Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees

ImageJ: Java-based Image Proceeding Program

JModelTest: Java-based Phylogenetic Model Averaging Program

MEGA: Molecular Evolutionary Genetic Analysis

MrBayes: Bayesian Inference of Phylogenetic Trees Program

Past: Paleontological Statistics Software Package

RAxML: Randomized Axelerated Maximum Likelihood Program

Análisis bioinformáticos

AIC: Akaike Information Criterion (Criterio de Información de Akaike)

BIC: Bayesian Information Criterion (Criterio de Información Bayesiana)

ML: Maximum Likelihood (Máxima Verosimilitud)

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Imagen de la conformación inflexa de las ramas de los filamentos estaminales en la yema.....	7
Figura 2. Mapa de distribución y centros de diversidad y endemismo (hotspot) del género <i>Croton</i>	12
Figura 3. Mapa de distribución de las especies denominadas “sangre de grado” en el Perú.....	13
Figura 4. Mapa del Perú resaltando los departamentos en donde se realizaron las colectas para el presente estudio.....	18
Figura 5. Tipos de estípulas en los árboles del género <i>Croton</i> en Perú.....	28
Figura 6. Tipos de nectarios extraflorales en los árboles del género <i>Croton</i> en el Perú.....	30
Figura 7. Indumento de las especies arbóreas del género <i>Croton</i> en el Perú.....	33
Figura 8. Inflorescencias e infrutescencias de los árboles del género <i>Croton</i> en el Perú.....	35
Figura 9. Flores pistiladas y frutos de los árboles del género <i>Croton</i> en el Perú.....	37
Figura 10. Semillas de los árboles del género <i>Croton</i> en el Perú.....	39
Figura 11. Intensidad en coloración del látex de algunas especies arbóreas pertenecientes al género <i>Croton</i> (Secc. <i>Cyclostigma</i>).....	40
Figura 12. <i>Croton loretensis</i>	45
Figura 13. Distribución de las especies <i>Croton cajucara</i> , <i>C. fragrantulus</i> y <i>C. pseudofragrans</i> pertenecientes a la sección <i>Cleodora</i>	48
Figura 14. <i>Croton beetlei</i>	50
Figura 15. Distribución de la sección <i>Corylocroton</i> representada por la especie <i>C. beetlei</i> en el Perú y Bolivia.....	51
Figura 16. <i>Croton cuneatus</i>	55
Figura 17. <i>Croton tessmannii</i>	57
Figura 18. Distribución de las especies <i>Croton cuneatus</i> y <i>C. tessmannii</i> pertenecientes a la sección <i>Cyclostigma</i> en el Perú.....	58
Figura 19. <i>Croton amentiformis</i>	60
Figura 20. <i>Croton beckii</i>	62
Figura 21. Distribución de la especie <i>C. beckii</i> en Perú y Bolivia.....	63
Figura 22. <i>Croton camposii</i>	66
Figura 23. Distribución de la especie <i>C. camposii</i> (secc. <i>Cyclostigma</i>) en el Perú	67
Figura 24. <i>Croton charaguensis</i>	69

Figura 25. <i>Croton erythrochilus</i>	73
Figura 26. Distribución de la especie <i>C. erythrochilus</i> mostrando morfotipo 1 y morfotipo 2.....	74
Figura 27. <i>Croton lechleri</i>	76
Figura 28. Mapa de distribución de <i>C. lechleri</i> en Perú y Bolivia.....	77
Figura 29. <i>Croton perspeciosus</i>	80
Figura 30. Distribución de la especie <i>C. perspeciosus</i> (secc. <i>Cyclostigma</i>) en el Perú.....	81
Figura 31. <i>Croton pilulifer</i>	83
Figura 32. Distribución de la especie <i>C. pilulifer</i> (secc. <i>Cyclostigma</i>) en el Perú.....	84
Figura 33. <i>Croton rusbyi</i>	86
Figura 34. Distribución de la especie <i>C. rusbyi</i> (secc. <i>Cyclostigma</i>) en Perú y Bolivia.....	87
Figura 35. <i>Croton tumbesinus</i>	90
Figura 36. Distribución de la especie <i>C. tumbesinus</i> (secc. <i>Cyclostigma</i>) en Perú y Ecuador.....	91
Figura 37. <i>Croton tyndaridum</i>	94
Figura 38. Distribución de la especie <i>C. tyndaridum</i> (secc. <i>Cyclostigma</i>) en el Perú	95
Figura 39. <i>Croton</i> sp. I.....	97
Figura 40. Distribución de la especie <i>Croton</i> sp. I en el Perú.....	98
Figura 41. <i>Croton</i> sp. II.....	100
Figura 42. Distribución de la especie <i>Croton</i> sp. II en el Perú.....	101
Figura 43. <i>Croton</i> sp. III.....	103
Figura 44. Distribución de <i>Croton</i> sp. III en el Perú.....	104
Figura 45. <i>Croton</i> sp. IV.....	106
Figura 46. Distribución de <i>Croton</i> sp. IV en el Perú.....	107
Figura 47. Distribución de <i>C. schiedeana</i> perteneciente a la sección <i>Eluteria</i> en el Perú.....	109
Figura 48. <i>Croton matourensis</i>	112
Figura 49. Distribución de <i>C. matourensis</i> (secc. <i>Luntia</i>) en el Perú y Bolivia	113
Figura 50. <i>Croton palanostigma</i>	117
Figura 51. Distribución de la especie <i>C. huitotorum</i> (círculos anaranjados) y <i>C. palanostigma</i> (círculos rojos) pertenecientes a la sección <i>Luntia</i> en el Perú	118
Figura 52. <i>Croton pachypodus</i>	121

Figura 53. Distribución de la especie <i>C. pachypodus</i> (secc. Pachypodi) en el Perú	122
Figura 54. <i>Croton sampatik</i>	124
Figura 55. Distribución de la especie <i>C. sampatik</i> (secc. <i>Sampatik</i>) en el Perú y Bolivia	125
Figura 56. Árbol filogenético de Máxima Verosimilitud (ML) para especies arbóreas del género <i>Croton</i> presentes principalmente en Perú, basado en el análisis de secuencias de la región ribosomal nuclear ITS.....	127
Figura 57. Clados A y B extraídos del árbol de Máxima Verisimilitud (ML) generado en base al análisis de secuencias de ITS para las especies arbóreas del género <i>Croton</i> dentro de la sección <i>Cyclostigma</i>	130
Figura 58. Clados C y D extraídos del árbol de Máxima Verisimilitud (ML) generado en base al análisis de secuencias de ITS para las especies arbóreas del género <i>Croton</i> dentro de la sección <i>Cyclostigma</i>	131
Figura 59. Árbol filogenético de ML basado en la región cloroplastidial <i>trnL-F</i> para las especies arbóreas del género <i>Croton</i> arbóreas presentes en Perú.....	133
Figura 60. Clado correspondiente a la sección <i>Cyclostigma</i> , extraído del análisis de Máxima Verosimilitud (ML) de secuencias de la región cloroplastidial <i>trnL-F</i> , para las especies arbóreas del género <i>Croton</i>	134
Figura 61. Clados correspondientes a las secciones <i>Adenophylli</i> , <i>Cuneati</i> , <i>Luntia</i> , <i>Cleodora</i> , <i>Pachypodi</i> y <i>Sampatik</i> (ML) de secuencias de la región cloroplastidial <i>trnL-F</i> , para las especies arbóreas del género <i>Croton</i> presentes en Perú.....	135
Figura 62. Mapa mostrando el número de especies arbóreas del género <i>Croton</i> en los diferentes departamentos del Perú	137

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Clasificación de la familia Euphorbiaceae en el tiempo, desde el Sistema Melchior o Sistema Engler (1964), hasta el Angiosperm Phylogeny Group IV (APG 2016).	4
Tabla 2. Clasificación infragenérica del género <i>Croton</i> del Nuevo Mundo, basado en VanEe (2011). No se incluye al subgénero <i>Croton</i> (Viejo Mundo).....	6
Tabla 3. Ejemplos de caracteres morfológicos potencialmente diagnósticos (tomados de Van Ee <i>et al.</i> 2011).	20
Tabla 4. Primers de amplificación y secuenciamiento de ITS y <i>trnL-F</i> utilizados en este trabajo.....	25

RESUMEN

El género *Croton* es un género gigante que alberga a más de 1200 especies. Dentro de estas, alrededor de 25 especies son denominadas en Perú “sangre de grado” y pertenecen a los subgéneros *Adenophylli* (seccs. *Cyclostigma* y *Adenophylli*), *Geiseleria* (secc. *Luntia*) y *Quadrilobi* (secc. *Sampatik*). La importancia de estos árboles radica principalmente en el uso medicinal del látex (exudado al cortar la corteza) por sus capacidades cicatrizantes. Sin embargo, debido a que la mayoría de especies de “sangre de grado” son cercanas taxonómicamente y fácilmente confundibles, estas son comercializadas bajo el único nombre científico de *Croton lechleri*, sin una identificación validada, resultando en productos probablemente no fiables en su composición (i.e., qué especie o especies son realmente usadas), con los riesgos que esto acarrea. Las especies denominadas “sangre de grado” en el Perú pertenecen en su mayoría a la sección *Cyclostigma*, siendo sus caracteres diagnósticos el porte arbóreo, presencia de látex rojizo, címulas bisexuales proximales, flores pistiladas apétalas, dos a más glándulas acropeciolares/basilaminares, estípulas conspicuas y tricomas estrellados. Se diseñó un estudio integrativo que incluyó la revisión de literatura especializada, examen de ejemplares en herbarios físicos y virtuales, análisis de caracteres morfológicos diagnósticos, análisis filogenéticos moleculares, empleando el marcador nuclear ITS y cloroplastidial *trnL-F*, y determinación de áreas de distribución. Se determinó la existencia de 26 especies arbóreas pertenecientes al género *Croton* presentes en el Perú, de las cuales 9 son denominadas “sangre de grado”, la mayoría de ellas pertenecientes a la sección *Cyclostigma*, sección monofilética apoyada por ambos marcadores. El marcador ITS es el que proporciona mayor información filogenética para delimitar especies o grupos de especies, mientras la región plastidial *trnL-F* es poco útil para separar especies. Las especies arbóreas se distribuyen en 14 departamentos del Perú, siendo la especie más ampliamente distribuida, *C. erythrochilus*, la más usada.

ABSTRACT

Croton is a giant genus that includes more than 1200 species. Within these, in Peru, 25 species are known as "dragon's blood" belonging to subgenera *Adenophylli* (sects. *Cyclostigma* and *Adenophylli*), *Geiseleria* (sect. *Luntia*) and *Quadrilobi* (sect. *Sampatik*). The importance of these trees lies mainly in the medicinal use of the latex (from cuts on the bark) due to its healing capacity. However, because the majority of the Peruvian species known as "dragon's blood" are taxonomically close, and easily confused, they are commercialized under the single species name of *Croton lechleri*, without a validated identification, resulting in adulterated products, with the risks that this implies. The majority of species known as "dragon's blood" belong to secc. *Cyclostigma*. Their diagnostic characters are the arborescent habit, presence of reddish latex, bisexual proximal cymules, apetalous pistillate flowers, two or more petiolar/basilaminar glands, conspicuous stipules and stellate trichomes. An integrative study was designed including the review of specialized literature, examination of specimens in physical and virtual herbaria, analysis of diagnostic morphological characters, molecular phylogenetic analysis, using nuclear ITS and plastid *trnL-F* regions, and determination of distribution areas. We found 26 tree species of *Croton*, of which 9 are known as "dragon's blood", the majority of these species belong to section *Cyclostigma* supported by both molecular markers. The nuclear ITS region provided more phylogenetic information for species or species group delimitation within the section than the *trnL-F* region. These arborescent species are distributed in 14 departments of Peru, with the most widespread species, *Croton erythrochilus*, as the species more commonly used.

1. INTRODUCCIÓN

Croton L. es considerado un género gigante por albergar entre 1200–1300 especies, distribuidas en áreas predominantemente secundarias de zonas tropicales y subtropicales (Webster 1993, Govaerts *et al.* 2000, Berry *et al.* 2005a). Está caracterizado por presentar predominantemente hábito arbustivo, látex claro a rojizo, hojas senescentes que se tornan anaranjadas, olor pungente, tricomas estrellados o lepidotos, inflorescencias unisexuales tirsoideas condensadas o estrechas, y estructuras secretoras como: nectarios florales y extraflorales (peciolares/basilaminares, marginales) y coléteres (Berry *et al.* 2005a, Riina *et al.* 2009, Vitarelli *et al.* 2015, Feio *et al.* 2016). Al ser un género gigante, el estudio de *Croton* plantea muchos retos taxonómicos, los que también se presentan entre las especies conocidas como “sangre de grado” (Riina *et al.* 2009, Van Ee *et al.* 2011).

Bajo la denominación “sangre de grado” o “sangre de drago” se agrupan alrededor de 25 especies del género *Croton* (Euphorbiaceae) pertenecientes a los subgéneros *Adenophylli* (seccs. *Cyclostigma* y *Adenophylli*), *Geiseleria* (seccs. *Luntia* y *Eluteria*) y *Quadrilobi* (secc. *Sampatik*) (Mendoza 1999, Riina *et al.* 2009, Grandtner & Chevrette 2013). De acuerdo a los registros disponibles en la literatura (Macbride 1951, Brako & Zarucchi 1993, Meza 1999, León *et al.* 2006, Riina & Berry 2010, Caruzo *et al.* 2011), y registros de herbarios, ocupan predominantemente lugares abiertos y alterados entre los 0 y 2000 msnm, en bosques húmedos pre-montanos y bosques amazónicos de los departamentos de Amazonas, Ayacucho, Cajamarca, Cusco, Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Piura, Puno, San Martín y Ucayali.

La importancia de estos árboles radica en la gran capacidad cicatrizante de su látex (Vaisberg *et al.* 1989, Cai *et al.* 1991, Pérez *et al.* 1991, Porras-Reyes 1993, Phillipson 1995, Pieters 1998, Abdo 2014), entre otras actividades farmacológicas que se le atribuyen en el ámbito de la salud (Hieronymus 1846, Perdue *et al.* 1979, Phillipson 1995, Gupta *et al.* 2000, Milanowski *et al.* 2002, Fischer *et al.* 2004, Alonso-Castro *et al.*

2012). Sin embargo, a pesar de su importancia farmacológica, en Perú existen muchos vacíos en el conocimiento de las especies cultivadas y silvestres conocidas y comercializadas como “sangre de grado” en el Perú.

La mayoría de los estudios farmacológicos y etnobotánicos se han centrado en individuos identificados con el nombre *Croton lechleri* Müll Arg. (Carlin 1996, Pieters 1998, Meza & Marcelo 1999, Carlson & King 2000, Jones 2003, Castillo-Quiliano & Domínguez 2010, Namjoyan *et al.* 2016), pero dado el bajo conocimiento taxonómico del grupo, existen muchas dudas sobre en qué especies en realidad se han realizado todos esos estudios (Riina 2006). Es muy posible que otras especies de *Croton*, la mayoría en la sección *Cyclostigma*, posean similares características organolépticas (Van Ee *et al.* 2011), y son empleadas con los mismos fines medicinales. El desconocimiento de las especies conocidas y comercializadas como “sangre de grado”, así como su distribución geográfica en el Perú, ha generado que todas ellas sean susceptibles a confusión. Consecuentemente, la falta de información sobre el origen del producto podría derivar en efectos adversos para la salud del usuario o ningún efecto, especialmente cuando el látex es adquirido aisladamente (Meza & Marcelo 1999).

El presente trabajo empleó herramientas convencionales de taxonomía y herramientas de filogenética molecular, para caracterizar morfológica y molecularmente las especies del género *Croton* denominadas “sangre de grado” en el Perú, con el objetivo de contribuir a entender la delimitación de estas especies y su correcta identificación para beneficio de la comunidad científica y el público usuario. Los resultados permiten, además, ampliar y redefinir la distribución de las especies estudiadas, con miras a realizar estudios posteriores a nivel poblacional, por ejemplo, en las especies más explotadas como “sangre de grado”. Esta información es esencial en la toma de decisiones apropiadas para la conservación y manejo sostenible de estas especies (Piñero 2008, PNUMA 2007).

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Familia Euphorbiaceae

La familia Euphorbiaceae es pantropical, con centro de diversidad en el sudeste de Asia, África y Sudamérica. Contiene a 218 géneros y más de 6700 especies (APG IV 2016). Incluye a especies de gran importancia industrial (e.g., *Hevea brasiliensis* “caucho”), alimenticia (e.g., *Manihot esculenta* “yuca”), ornamental (e.g., *Euphorbia pulcherrima* “cardenal”, *Euphorbia* spp., *Acalypha* spp., *Codiaeum* spp.), medicinal (e.g., *Ricinus communis* “ricino”, *Phyllanthus niruri* “chancapiedra”, *Euphorbia umbellata* “árbol de la vida”), entre otros (Macbride 1951, Sharma *et al.* 2009, Mwine & Van Damme 2011, Mahbubur & Akter 2013).

Una de las primeras clasificaciones fue la establecida por Webster (1975), quien estableció cinco subfamilias: Phyllantoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoideae, Euphorbioideae y Crotonoideae (Tabla 1) (Simpson 2006, Stevens 2001), conteniendo esta última al género *Croton* L. La subfamilia Crotonoideae está caracterizada por la presencia de polen inaperturado (característica inusual de las angiospermas), tegmen vascularizado, estaminodios, etc. Sin embargo, la familia Euphorbiaceae s.l. fue desintegrada en cuatro familias ahora separadas: Euphorbiaceae, Peraceae, Phyllanthaceae, Picrodendraceae y Putrangivaceae (APG II 2003), siendo la sinapomorfía de Euphorbiaceae s.s. la presencia de un óvulo por carpelo.

Tabla 1. Clasificación de la familia Euphorbiaceae en el tiempo, desde el Sistema Melchior o Sistema Engler (1964), hasta el Angiosperm Phylogeny Group IV (APG 2016).

Clasificación taxonómica	Sistema Melchior o Sistema Engler modificado (1964)	Cronquist, 1981	APG IV, 2016
Reino	Plantae	--	--
División	Angiospermae	Magnoliophyta	--
Clase	Dicotyledonea	Magnoliopsida	--
Subclase	Archychlamydeae	Rosidae	--
Orden	Geraniales	Euphorbiales	Malpighiales
Familia	Euphorbiaceae	Euphorbiaceae	Euphorbiaceae

2.2. Género *Croton*

2.2.1. Estado actual de la taxonomía del género *Croton*

El género *Croton* pertenece al grupo denominado “géneros gigantes”, ya que alberga alrededor de 1300 especies (Govaerts *et al.* 2000, Frodin 2004), además es un importante linaje pantropical que contiene a un gran número de especies empleadas en prácticas medicinales tradicionales en África, Asia y América Tropical (Salatino *et al.* 2007, Martínez-Moreno *et al.* 2006).

Croton tiene como principal sinapomorfía morfológica la conformación inflexa de los filamentos estaminales en la yema, lo cual causa que las anteras estén invertidas introrsamente hasta la antesis (Berry *et al.* 2005a) (Fig. 1).

Al ser un género muy grande, *Croton* ha sido circunscrito de diversas maneras. Los primeros intentos incluyeron grupos infragenéricos, secciones y subsecciones, considerando a *Croton* dentro de las euforbiáceas uniovuladas con estambres libres. Baillon (1858, 1864) reconoció 20 secciones, considerando al actual género *Astraea* L. dentro de *Croton*. Más tarde, Webster (1993, 2001) realizó una sinopsis seccional,

describiendo 40 secciones y 5 subsecciones. Los últimos estudios filogenéticos moleculares permitieron la división de *Croton* en 4 subgéneros (subgéneros *Croton*, *Geiseleria*, *Adenophylli*, y *Quadrilobi*), y para el nuevo mundo se dividió en 31 secciones y 10 subsecciones. El subgénero *Croton* es el único restringido al Viejo Mundo (Van Ee *et al.* 2011). El subgénero *Quadrilobi* está conformado por nueve secciones, con aproximadamente 30 especies; el subgénero *Adenophylli* por las secciones *Cyclostigma* (41 spp.) y *Adenophylli* (223 spp.); y el subgénero *Geiseleria* por 20 secciones, con el mayor número de especies (aprox. 405 spp.) (Tabla 2).

Otros avances dentro del género *Croton* han mejorado el conocimiento taxonómico y filogenético de algunos clados o secciones, como por ejemplo las secciones *Cyclostigma* (Riina 2009), *Cleodora* (Caruzo *et al.* 2011, Caruzo & Cordeiro 2013, Riina *et al.* 2018), *Medea* (Medeiros *et al.* 2016). Publicaciones de nuevas especies, principalmente en Sudamérica, incluyen: *Croton abonari*, *C. arenosus*, *C. glandulosusbracteatus*, *C. harleyi*, *C. longicarpus* y *C. ramosissimus* en Brasil; *C. chimboracensis*, *C. churutensis* y *C. condorensis* en Ecuador; *C. amentiformis* en Ecuador y Perú; *C. camposi* y *C. tumbesinus* en Perú; *C. beckii* en Perú y Bolivia; *C. santamartensis* en Venezuela; *C. bilocularis*, *C. colombianus*, *C. jorguei* y *C. stipuliformis* en Colombia; *C. maasii* en Brasil y Perú; entre otros (Murillo 1999, Riina *et al.* 2007, Riina & Berry 2010, Carneiro *et al.* 2011, Riina & Berry 2011, Riina *et al.* 2014, Riina *et al.* 2015, Carneiro *et al.* 2017, Pereira *et al.* 2017). Se han dado redescubrimientos de especies (Carneiro & Da Silva 2018), revisiones florísticas y/o taxonómicas en determinadas regiones (Rivera & Mesía 2009, Guimaraes & Secco 2010), así como aclaraciones de especies problemáticas como *C. tessmannii*, *C. pachypodus*, *C. cuneatus*, entre otras (Riina *et al.* 2010).

Tabla 2. Clasificación infragenérica del género *Croton* del Nuevo Mundo, basado en VanEe (2011).

Subgénero	Sección	Nº de especies
<i>Croton</i>	--	--
Quadrilobi	<i>Olivacei</i>	1
	<i>Sampatik</i>	4
	<i>Quadrilobi</i>	1
	<i>Pachypodi</i>	5
	<i>Moacroton</i>	8
	<i>Nubigeni</i>	1
	<i>Alabamenses</i>	1
	<i>Corinthii</i>	1
	<i>Corylocroton</i>	11
Adenophyllii**	<i>Cyclostigma</i>	50
	<i>Adenophylli</i>	223
Geiseleria	<i>Cupreati</i>	1
	<i>Eremocarpus</i>	1
	<i>Cuneati</i>	11
	<i>Eluteria</i>	22
	<i>Crotonopsis</i>	1
	<i>Argyranthemii</i>	2
	<i>Drepadenium</i>	6
	<i>Prisci</i>	3
	<i>Pedicellati</i>	20
	<i>Lamprocroton</i>	37
	<i>Luetzelburgiorum</i>	1
	<i>Cleodora</i>	18
	<i>Cordiifolii</i>	1
	<i>Eutropia</i>	1
	<i>Geiseleria</i>	82
	<i>Barhamia</i>	84
	<i>Luntia</i>	19
	<i>Julocroton</i>	41
	<i>Lasiogyne</i>	45
	<i>Heptallon</i>	9

**Subgénero que contiene a la mayoría de las especies consideradas como “sangre de grado”.

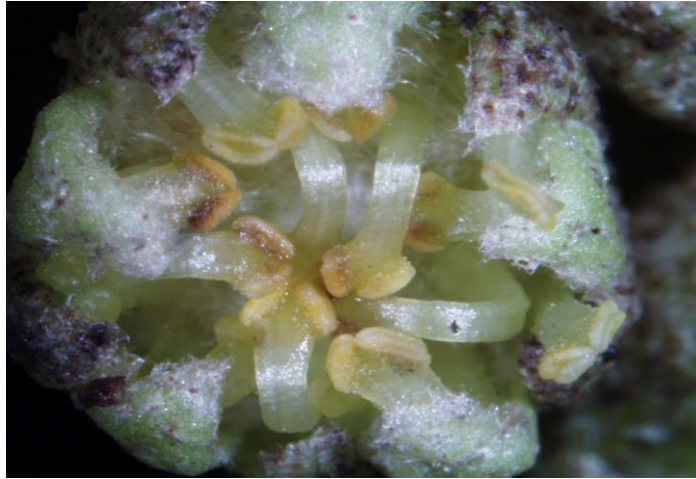


Figura 1. Imagen de la conformación inflexa de las ramas de los filamentos estaminales en la yema (Berry *et al.* 2005).

Webster (1993,1996) describió la variación morfológica en la densidad y patrones de distribución de tricomas dentro de un mismo individuo de *Croton* (en la lámina adaxial, abaxial y/o en ramas). Otros estudios que aportaron a la sistemática de *Croton* son los trabajos anatómicos sobre las estructuras secretoras de *Croton*, incluyendo la caracterización de tubos laticíferos (Wiedenhoeft *et al.* 2009), coléteres, nectarios extraflorales, idioblastos y tricomas secretores (Riina *et al.* 2007, Vitarelli *et al.* 2015, Feio *et al.* 2016).

2.2.2. Análisis filogenéticos en el género *Croton* L.

El primer estudio detallado del género *Croton* a nivel molecular fue el de Berry *et al.* (2005), que con el uso de la región nuclear del espaciador transcrito interno (ITS1-5.8S-ITS2), la región cloroplastidial *trnL-trnF* (*trnL-F*). Se recircunscribió al género *Croton*; considerando a *Astraea* y *Brasiliocroton* como géneros separados. Además, reconsideraron a los entonces géneros *Crotonopsis*, *Eremocarpus*, *Julocroton* y *Moacroton* dentro de *Croton*. Más tarde, Riina *et al.* (2009) delimitaron la sección *Cyclostigma*, la cual en el sentido de Webster (1993) resultó ser polifilética. El descubrimiento de nuevas especies, como *C. chimboracensis* y *C. laceratoglandulosus*, con el apoyo de los mismos marcadores moleculares, ayudaron a seguir aclarando las relaciones filogenéticas entre algunas secciones de *Croton* (Cordeiro *et al.* 2008, Riina & Berry 2010).

Otras secciones en las que se enfocaron los estudios filogenéticos fueron *Barhamia*, *Cascarilla*, *Cuneati*, *Heptallon*, *Julocroton* y *Lasiogyne*, en los cuales dilucidaron que las dos subsecciones determinadas por Webster (*Luntia* y *Cuneati*) pertenecían a diferentes clados (ahora considerados en dos diferentes secciones) (Riina *et al.* 2010, Van Ee & Berry 2010a, Van Ee & Berry 2010b, Van Ee *et al.* 2011).

Posteriormente se logró la división en subgéneros, secciones (10 nuevas) y subsecciones, de acuerdo a la clasificación actual, mediante el uso combinado de los marcadores ITS, *trnL-F*, EMB2765 exon 9, y *rps3*. Sin embargo, los marcadores nucleares y cloroplastidiales produjeron topologías incongruentes, por ejemplo, en el caso de *Cyclostigma* (Riina *et al.* 2009), el cual es hermano del clado monotípico *Cupreati* en análisis cloroplastidiales y de *Adenophylli* en análisis de marcadores nucleares. Estos estudios fueron complementados con análisis morfoanatómicos, mostrándose la utilidad de los análisis integrativos para la delimitación de especies (Van Ee *et al.* 2011, Feio *et al.* 2018b).

2.2.3. Origen y evolución del género *Croton* L.

La alta diversidad del género *Croton* en el Nuevo Mundo (Fig. 2) indicaba la posibilidad que esta región fuera su región de origen (específicamente Sudamérica); y la presencia de los géneros hermanos más cercanos (*Brasiliocroton*, *Astraea*) refuerzan esta observación (Van Ee *et al.* 2008, Berry *et al.* 2005b, Riina *et al.* 2014). Los datos filogenéticos con dataciones sugieren *Croton* se originó en el Nuevo Mundo hace aproximadamente 40 millones de años (Ma) desde donde colonizó el Viejo Mundo en un único evento cerca de 30 Ma (Arévalo *et al.* 2017).

Los análisis en el marco molecular muestran que este género, al ser un género gigante es muy probable que tenga múltiples eventos de reticulación, clasificación incompleta de linajes (“incomplete lineage sorting”), además de posibles casos de hibridación, los cuales proveen de variación fenotípica y genética para un rápido proceso de evolución (Van Ee *et al.* 2008, 2011, Riina *et al.* 2009, Singh *et al.* 2012).

Análisis de las flores de *Croton*, muestran que estas poseen diferentes modificaciones en el patrón de desarrollo, generando la gran diversidad que podemos observar: e.g. los pétalos de las flores femeninas suelen determinarse como ausentes o modificaciones en forma de glándulas (Van Ee *et al.* 2011, Caruzo & Cordeiro 2013); pueden tener un verticilo de filamentos interpretados como estaminodios, representando un caso de transferencia de función y heterocronía, característica ancestral de angiospermas (Carlquist 2009, Gagliardi *et al.* 2017). Se ha determinado también mediante reconstrucción ancestral de caracteres que el porte arbóreo es probablemente el estado ancestral del género (Arévalo *et al.* 2017). Por otro lado, estudios morfológicos dentro de la sección *Cuneati*, han detectado la evolución de un tipo especial de arilo en *Croton*, diferente de la típica carúncula presente en el resto del género (Riina *et al.* 2010).

2.3. Distribución e importancia del género *Croton* en Perú

2.3.1. Especies arbóreas denominadas “sangre de grado” en el Perú

La sección *Cyclostigma* de *Croton* abarca aproximadamente 50 especies (Van Ee *et al.* 2011, Riina, com. pers.). En el Neotrópico, varias especies arbóreas, mayormente en esta sección son denominadas “sangre de drago” o “sangre de grado”.

Dentro las especies peruanas denominadas “sangre de grado” se reconocen varias especies y no incluyen solo a miembros de la secc. *Cyclostigma*, sino otras secciones de *Croton* según lo recopilado en la literatura (Brako & Zarucchi 1993, Meza & Pariona 1999, Vega 2001, León *et al.* 2006, Van Ee *et al.* 2011, Grandtner & Chevrette 2013). Estas especies son las siguientes: *C. charaguensis* Standl., *C. draconoides*, *C. erythrochilus* Müll. Arg., *C. gossypifolius* Vahl, *C. huitotorum*, *C. matourensis*, *C. lechleri* Müll. Arg., *C. perspicuosus* Croizat, *C. quadrisetosus* Lam., *C. rimbachii* Croizat, *C. rusbyi* Britton ex Rusby y *C. tyndaridum* Croizat (secc. *Cyclostigma*); *C. sampatik* Muell. Arg. (Secc. *Sampatik*); *C. palanostigma* Klotzsch (Secc. *Luntia*); y *C. tarapotensis* Müll. Arg. (Secc. *Adenophylli*). Esta lista incluye varios errores, como el uso del nombre *C. gossypifolius*, especie que no está presente en el Perú.

La sección *Cyclostigma* incluye a la mayoría de especies conocidas como “sangre de grado”. Están distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de México, Centro y Sur América (Riina *et al.* 2009). Tiene gran variabilidad morfológica en sus estípulas y nectarios extraflorales, y variación en el número de estambres y número de ramas estigmáticas. Estudios anatómicos han encontrado como carácter sinapomórfico para esta sección los rayos de xilema secundario que contienen laticíferos (Wiedenhoeft *et al.* 2009). La sección *Sampatik*, está caracterizada por presentar nectarios extraflorales sésiles, margen dentado con glándulas pateliformes estipitadas en el margen de las hojas y semillas lateralmente comprimidas. La sección *Luntia* posee indumento lepidoto, con dos glándulas en la base, con glándulas en las láminas (salvo en algunas formas de *C. matourensis*), con numerosas puntas estigmáticas (Riina 2009, Van Ee 2011).

Las otras especies arbóreas de *Croton* presentes en Perú, no consideradas como “sangre de grado”, pertenecen a otras secciones, como son: secc. *Corylocroton*, con dos glándulas peciolares generalmente estipitadas y adaxiales, pétalos de flores femeninas reducidas o ausentes y estilo bífido con seis puntas estigmáticas; secc. *Cleodora*, con inflorescencias terminales, bisexuales, con 15 a 25 estambres, 12 a más ramas estigmáticas, en hábitats húmedos o bosques ocasionalmente secos; secc. *Cuneati*, con indumento lepidoto, márgenes de hojas con glándulas pequeñas discoides en el borde, con 10 a 20 estambres, y semillas con carúncula modificada en forma de arilo o ausente (Riina *et al.* 2010); secc. *Pachypodi*, conformada por especies con margen entero sin glándulas en los márgenes y con frutos de gran tamaño en comparación con el resto de las secciones; y secc. *Eluteria*, con tres subsecciones, las cuales comparten inflorescencias axilares, no presentan glándulas en las hojas, poseen flores pistiladas con pétalos bien desarrollados y estilos multífidos (Riina 2009, Van Ee & Berry 2009, Van Ee *et al.* 2011).

2.3.2. Distribución del género *Croton* en el Perú

El género *Croton* tiene una amplia distribución en áreas predominantemente secundarias de zonas tropicales y subtropicales (Webster 1993, Govaerts *et al.* 2000, Berry *et al.* 2005) (Fig. 3). El subgénero *Croton* está restringido al Viejo Mundo, y los restantes tres subgéneros están distribuidos en el Nuevo Mundo (Van Ee *et al.* 2011).

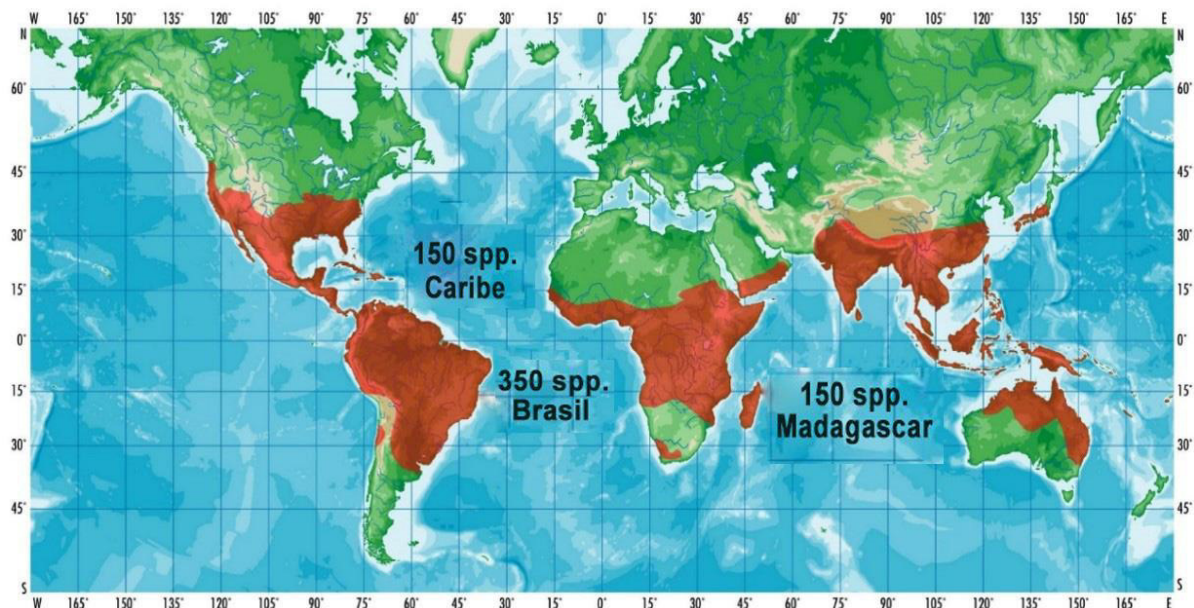


Figura 2. Mapa de la distribución y centros de diversidad y endemismo (hotspots) del género *Croton* (Euphorbiaceae). Fuente: Berry *et al.* (2005).

La distribución de las especies de “sangre de grado” de la Amazonía peruana, de acuerdo a registros de la literatura en Macbride (1951), Jablonski (1967), Brako & Zarucchi (1993), León *et al.* (2006) y Riina (2006), nos muestra que *C. lechleri* ha sido registrada para los departamentos de Amazonas, Cusco, Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Puno, San Martín y Ucayali; *C. draconoides* para Junín, Loreto, Madre de Dios y Ucayali; *C. palanostigma* para Huánuco, Loreto, Madre de Dios, San Martín y Ucayali; *C. perspeciosus* para Ayacucho, Cusco, Junín, Pasco, San Martín y Ucayali; *C. erythrochilus* para Apurímac, Cusco, Huánuco, Junín y San Martín; *C. sampatik* para Amazonas, Huánuco y Ucayali; *C. quadrisetosus* para Cajamarca, Cusco y Junín; *C. rimbachii* y *C. tarapotensis* para San Martín y Ucayali, en la vertiente oriental; *C. charaguensis*, *C. tyndaridum* y *C. gossypifolius* para Junín (registro erróneo); *C. pilulifer* para Ucayali; y *C. rusbyi* y *C. urucurana* para Cusco (registro erróneo). Todas presentes en bosques húmedos amazónicos y en bosques muy húmedos premontanos de la vertiente oriental (Fig. 3).

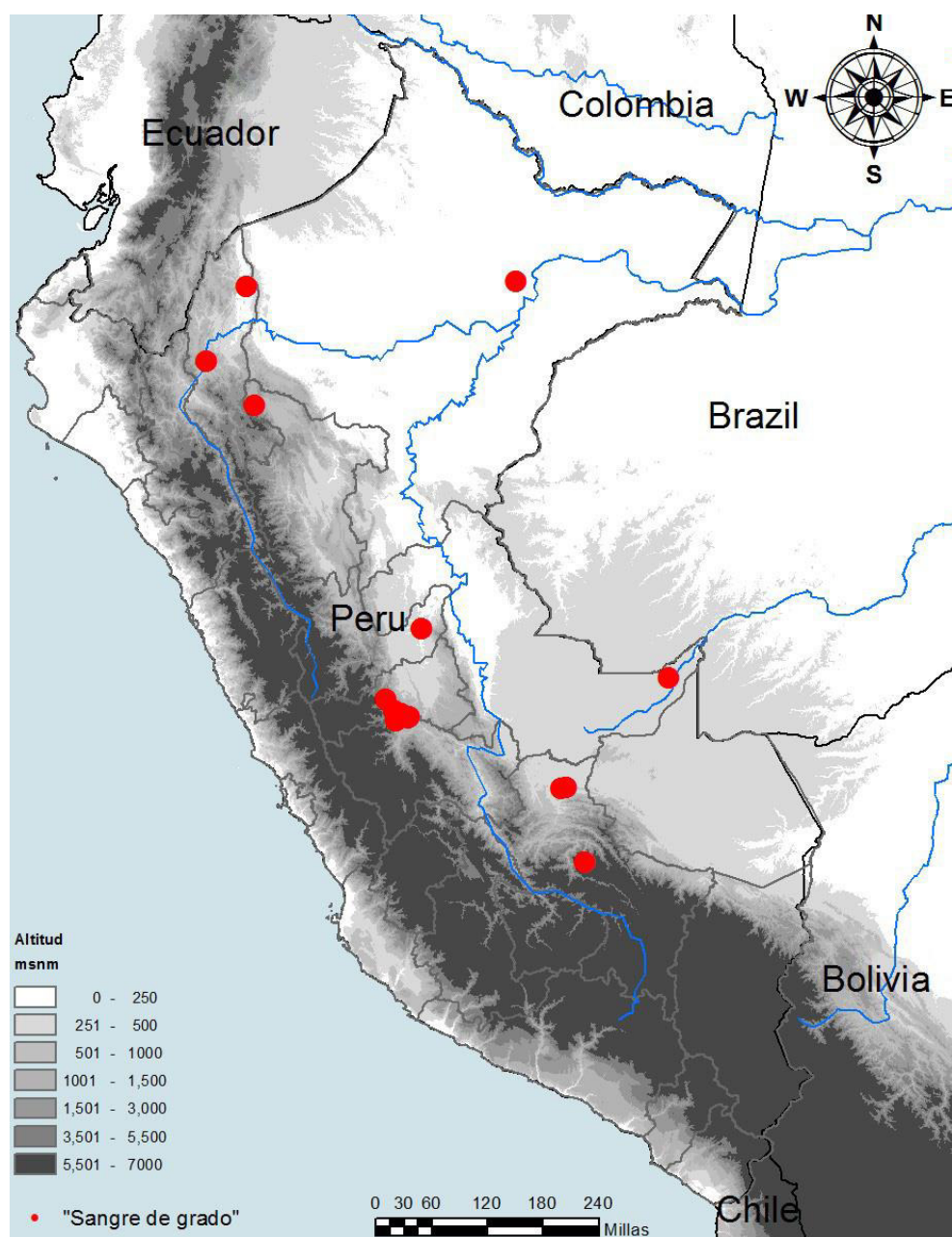


Figura 3. Mapa de distribución de las especies denominadas “sangre de grado” en el Perú, según Macbride (1951), Brako & Zarucchi (1993), León *et al.* (2006), y Riina & Berry (2006).

2.3.3. Importancia del género *Croton* “sangre de grado” en el Perú

Existe un gran número de plantas del género *Croton* denominadas “sangre de grado” que tienen usos medicinales, como por ejemplo el uso de los extractos de las hojas de *Croton chocoanus* contra el cáncer (Afriyie *et al.* 2015). El nombre “sangre de grado” es probablemente una deformación del nombre original “sangre de drago” (drago = nombre que viene del griego drako o dragón) (Meza & Pariona 1999). Bajo este nombre común, se reconocen especies que incluso pueden pertenecer a diferentes familias, siendo *Dracaena cinnabari* (Asparagaceae, proveniente de Asia Occidental) la especie de la cual probablemente se originó el nombre (Mabberley 1998, Gupta *et al.* 2000). Además, *Daemonorops draco* (Will) Blume (palmera trepadora proveniente de Asia Oriental) y *Dracaena draco*, proveniente de las Islas Canarias (Tao *et al.* 2011) son también llamadas “sangre de drago”. Sin embargo, las especies pertenecientes al género *Croton* son las más populares en el Neotrópico, siendo favorecidas por ser nativas de esta región y por la atribución de muchas actividades farmacológicas (Gupta *et al.* 2000, Jones 2003).

Las especies de *Croton* conocidas como “sangre de grado” están caracterizadas por presentar látex rojizo (Gupta 2000), al cual se le atribuyen propiedades cicatrizantes (Vaisberg *et al.* 1989, Cai *et al.* 1991, Pérez *et al.* 1991, Porras-Reyes *et al.* 1993, Phillipson 1995, Pieters 1998, Gupta *et al.* 2000, Abdo 2014), antiinflamatorias (Perdue *et al.* 1979), citotóxicas (Itokawa *et al.* 1991, Phillipson 1995, Gupta *et al.* 2000, Guerrero 2004), anticancerígenas (Sandoval *et al.* 2002, Rossi *et al.* 2003, Gonzales & Valerio 2006, Alonso-Castro *et al.* 2012), antivirales (Ubillas *et al.* 1994, Phillipson 1995, Bellesia *et al.* 1996); antibacteriales (Craveiro & Silveria 1982, Peres *et al.* 1998), antifúngicas (Gurgel *et al.* 2005), antidiarreicas (Milanowski *et al.* 2002, Fischer *et al.* 2004), entre otras. Debido a que *Croton* es pantropical, sus especies son empleadas en todas las prácticas medicinales mencionadas, tradicionales en África, Asia y Sudamérica (Salatino *et al.* 2007, Martínez-Moreno *et al.* 2006).

La mayoría de los estudios taxonómicos y farmacológicos se han centrado en la especie *Croton lechleri* Müll Arg. (Pieters 1998, Meza & Marcelo 1999, Carlson 2000, Jones 2003, Castillo-Quiliano & Domínguez 2010, Namjoyan *et al.* 2016), debido a su gran importancia medicinal. Sin embargo, otras especies de *Croton*, la mayoría en la sección *Cyclostigma*, poseen similitudes morfológicas y organolépticas con *C. lechleri* (Van Ee *et al.* 2011), y son empleadas con los mismos fines medicinales. También se tiene conocimiento de otros usos, como el caso de *C. perspicuosus*, conocida como especie melífera (Sayas & Huamán 2009).

El poco conocimiento que se tiene sobre las especies denominadas “sangre de grado” en el Perú, así como de su distribución geográfica real, ha generado que estas especies sean fácilmente confundidas al momento de comercializarlas, llegando a la adulteración y/o sustitución (voluntaria o involuntaria). Consecuentemente, la falta de información sobre el origen e identidad del producto podría derivar en efectos adversos para la salud del usuario, especialmente cuando el látex es adquirido aisladamente (Meza & Mendoza 1999).

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. Hipótesis

Dada su complejidad y elevado número de especies, solo sería posible delimitar las especies de *Croton* denominadas “sangre de grado” en el Perú mediante el uso de un análisis taxonómico integrativo que incluya datos morfológicos, biogeográficos y moleculares, tomando en cuenta además especies hermanas presentes en los países adyacentes a Perú.

3.2. Objetivos

3.2.1. General

- Identificar las especies del género *Croton* denominadas “sangre de grado” en la Amazonía peruana, empleando datos morfológicos, de distribución geográfica y moleculares.

3.2.2. Específicos

- Caracterizar morfológicamente las especies de “sangre de grado” y seleccionar caracteres morfológicos diagnósticos.
- Caracterizar molecularmente las especies de “sangre de grado” y seleccionar caracteres moleculares diagnósticos usando un marcador nuclear (ITS) y otro plastidial (*trnL-F*).
- Determinar la distribución actual de las especies de *Croton* perteneciente a la sección *Cyclostigma* denominadas “sangre de grado”.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Revisión de herbario

Las principales fuentes de información morfológica y geográfica de las especies del género *Croton* denominados “sangre de grado” proviene de la revisión de las colecciones físicas y virtuales del Herbario San Marcos (USM), Herbario Selva Central, Oxapampa (HOXA), Herbario Augusto Weberbauer de la Universidad Nacional Agraria La Molina (MOL-A. Weberbauer), Herbario del Missouri Botanical Garden (MO), Herbario Vargas de Cuzco (CUZ), Herbario Alwyn Gentry de la Universidad Nacional Amazónica Madre de Dios (GHMDD), y Herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA), así como de herbarios virtuales Europeos (B, G, K, P, etc.) y estadounidenses (DAV, NY, MO, MICH, etc.); colecciones de campo, registros fotográficos propios y proporcionados por la especialista en el género, Dra. Ricarda Riina; y datos ya publicados en la literatura taxonómica especializada.

Las revisiones en los herbarios peruanos consistieron en el examen de las especies determinadas e indeterminadas; toma de registros fotográficos y de información sobre ubicación geográfica y etnobotánica incluida en las etiquetas de los especímenes. Además, se seleccionaron especímenes de herbario representativos para el muestreo de tejido foliar y posterior extracción de ADN, que fueron usados para completar muestras no encontradas en durante los trabajos de campo.

4.2. Colecta de material biológico

La colecta de material adicional fue realizada en los departamentos de Loreto, Junín, Madre de Dios, Pasco, Junín y San Martín, tomando en cuenta la distribución de las especies arbóreas del género *Croton* registradas en Perú (Fig. 4) haciendo hincapié en incluir algunas de las localidades tipo para especies poco representadas en los herbarios o poco claras en su taxonomía.



Figura 4. Mapa del Perú resaltando los departamentos en donde se realizaron colectas para el presente estudio.

La herborización del material se llevó a cabo empleando el método sugerido por Cerrate (1969), recolectando de 2-4 individuos completos en floración y fructificación por localidad. Además de la recolección de los ejemplares se tomó la información de ubicación y elevación. También se registró el tipo de vegetación y hábitat. Se tomaron registros fotográficos detallados de los caracteres diagnósticos en vivo.

Para el trabajo molecular se realizaron colectas de material foliar que fue secado en sílica gel. Los especímenes testigos serán depositados en el Herbario San Marcos (USM) del Museo de Historia Natural de la UNMSM y en otros herbarios del ámbito de estudio.

4.3. Caracterización morfológica

La identificación taxonómica se realizó mediante el uso de claves y descripciones disponibles en los protólogos; la Flora del Perú (Macbride 1951); otras fuentes de información de la flora amazónica; publicaciones recientes de nuevas especies; además de la revisión de especímenes de los herbarios USM, MA, MOL y HOXA.

Para el análisis de las estructuras vegetativas se evaluó: presencia/ ausencia de glándulas basilaminares/acropeciolaes; tricomas foliares fasciculado/multirradiado /arrosetado/estrellada/lepidota/dentrítico; tipo de estípulas (Webster 1996); tipo de margen de lámina entera/crenada/aserrada, y presencia/ausencia de coléteres (Feio *et al.* 2016) (Tabla 3).

Tabla 3. Ejemplos de caracteres morfológicos potencialmente diagnósticos (tomados de Van Ee *et al.* 2011).

Carácter	Estado del carácter
Margen de lámina	entera, crenada, aserrada.
Glándulas extrafoliares	estipitadas, sésiles
Pubescencia	estrellada, lepidota, subglabra
Estípulas foliares	ausentes, presentes
Disposición de inflorescencia	terminal, axilar
Número de pétalos	4, 5
Sépalos de flores pistiladas	libres, connados
Lóbulo de sépalos de flores pistiladas	valvado, reduplicado, reduplicado–valvado, abierto, imbricado
Estilo	simple, multífido
Número de ramas estigmáticas	3, 6, 12, 12+*
Número de estambres	3–20, 10–45, 15–100*
Semillas	lateralmente comprimida, no lateralmente comprimida
Tamaño semillas	< 1cm, 1–3cm, > 3cm
Polen	reticulado, estriado, ‘psilado’

*Caracteres cuantitativos que serán evaluados en conjunto con los caracteres descriptivos.

Para el análisis de las estructuras reproductivas, se observó la disposición de los sépalos en flores pistiladas; presencia de lóbulos valvados/reduplicado/reduplicado–valvado/abierto/imbricado; persistencia de la columela; número de ramas estigmáticas; disposición de las flores pistiladas y estaminadas; número de estambres; y otras estructuras diagnósticas importantes (Tabla 3) (Macbride 1951, Van Ee *et al.* 2011).

4.3.1. Descripción de especies

Las descripciones detalladas de las especies fueron realizadas sólo para aquellas especies que no contaban con una clara delimitación, o aquellas con mucha variabilidad morfológica, pero que por el momento aún se mantienen bajo el mismo taxón esperando futuras aclaraciones. Para aquellas que pertenecen a secciones con caracteres claros, solo se realizaron pequeñas diagnósis.

Las descripciones fueron generadas bajo un formato tomando como referencia recientes descripciones de nuevas especies del género *Croton*; lo mismo para la construcción de las claves para los subgéneros y secciones del género. La colección de los datos cualitativos fue realizada sobre la base de análisis directo e indirecto (mediante registros fotográficos) de los vouchers depositados en diferentes herbarios del Perú. En cuanto a la descripción de caracteres cuantitativos, los datos de altura del árbol y medidas de DAP fueron tomadas de los vouchers y de colectas propias, todas las medidas fueron realizadas por una sola persona con el programa ImageJ (Schneider *et al.* 2012). El inicio de cada descripción consta de una descripción base, sobre la cual se añadieron caracteres observados conforme se avanzó en la revisión.

La descripción se generó como sigue:

Hábito: porte arbóreo o arbustivo; altura (m); diámetro a la altura del pecho - DAP (cm).

Estípulas: largo x ancho (mm); tipo (entero, ramificado); forma (linear, subulado, folioso, ciliado, ovado, lanceolado); tipo de tricomas¹.

Peciolos: longitud (cm); tipo de tricomas¹.

Nectarios extraflorales: número de glándulas; basilaminar o acropetolar; forma (pateliforme, convexa, cóncava); estipitada–longitud del estípita (mm) - o sésil; ubicación en cara adaxial o abaxial.

Hojas: ancho x largo (cm); alternas, opuestas o verticiladas; margen (entero, aserrado, sinuado); forma de la hoja (cordado, elíptica, ovada); forma del ápice (obtusos, agudo, acuminado); forma de la base (obtusos, redondeada, cordada, lobulada, truncada); presencia o ausencia de coléteres; tricomas de la cara adaxial; tricomas de cara abaxial; indumento densamente cubierto o esparcido; cara que presenta mayor pubescencia; tipo de venación (palmeada actinódroma basal, actinódroma suprabasal, braquidódroma

¹ Estrellado (-porrecto), multirradiado (-porrecto), dentrítico, lepidoto (Webster, 1996).

(Vasquez & Rojas 2017); número de venas principales y secundarias; prominencia; tipo de tricomas en las venas.

Inflorescencias: longitud (cm); número de flores femeninas y masculinas por inflorescencia; disposición axilar, terminal o ramificado (que cada rama de inflorescencia produce una inmediatamente debajo); disposición de las címulas (flores femeninas en la base o a lo largo de la inflorescencia).

Flores estaminadas: ancho x largo (mm); pediceladas o sentadas; longitud (mm); tipo de tricomas; forma (acampanulado, sépalos: ancho x largo (mm); valvado o imbricado; forma (ovado, cuneado, oblongo, elíptico); ápice (obtusos o agudo); tricomas de la cara adaxial; tricomas de la cara abaxial; indumento densamente cubierto o esparcido; pétalos: ancho x largo (mm); valvado o imbricado; forma (ovado, cuneado, oblongo, elíptica); ápice (obtusos o agudo); tricomas de la cara adaxial; tricomas de la cara abaxial; borde del margen (entero, aserrado, crenulado, sinuado); número de estambres; longitud de filamento (mm); desnudo o pilosa; longitud de la antera (mm).

Flores pistiladas: ancho x largo (mm); pediceladas o sentadas, longitud (mm); tipo de tricomas; sépalos: ancho x largo (mm); valvado o imbricado; forma (ovado, cuneado, oblongo, elíptica); ápice (obtusos o agudo); tricomas de la cara adaxial; tricomas de la cara abaxial; indumento densamente cubierto o esparcido; pétalos reducidos, en caso no: ancho x largo (mm); valvado o imbricado; forma (ovado, cuneado, oblongo, elíptica); ápice (obtusos o agudo); tricomas de la cara adaxial; tricomas de la cara abaxial; borde del margen (entero, aserrado, crenulado, sinuado); número de estilos; estilos bifidos, tetrafidos, etc.; tipo de tricomas; distribución de tricomas.

Cápsula: ancho x largo (mm); tipo de tricomas; columela: longitud (mm), longitud de ramificaciones (mm).

Semilla: ancho x largo (mm); pedicelado: longitud (mm); pétalos: ancho x largo (mm); valvado o imbricado; forma (ovada, cuneada, oblonga, elíptica); ápice (obtusos o agudo).

Ejemplo del encabezado a seguir para cada una de las especies:

Croton amentiformis Riina, Webbia: Journal of Plant Taxonomy and Geography. 70 (1): 187-192. 2015. —Tipo: Ecuador: Loja, Cerro Célica, Célica-Guachanamá, Hm 2.7, 04°05'46"S, 79°56'45"W, 2250 msnm, 12 de abril 1994, *P. Jorgensen, C. Ulloa, H. Vargas and G. Abendaño* 97 (holo, QCA; iso, LOJA, MA, MICH, MO, QCNE).

En el cual se señala:

Especie Autor, publicación, año de publicación —Tipo: País: Provincia, Localidad, coordenadas geográficas, altitud, fecha, colector, número de colección (Holotipo, isotipos)

Distribución y/o hábitat— Estos registros se tomaron de las etiquetas de los ejemplares, además de colectas propias.

Nombres comunes— Datos obtenidos de las etiquetas de los ejemplares de herbario.

Usos e importancia económica — Incluye además información etnobotánica y farmacológica obtenida de la literatura, considerándose únicamente aquellos registros respaldados por un voucher.

Material revisado— Se registraron todos los vouchers revisados de los diferentes herbarios. Se ordenó alfabéticamente, comenzando por las provincias en las que se encuentran en Perú, siguiendo por el orden alfabético de la localidad y/o distrito, apellido e inicial del nombre del colector.

4.4. Caracterización molecular

4.4.1. Aislamiento de ADN

Las muestras consistieron en porciones de hojas jóvenes secadas en silica gel anhidra. Las extracciones de ADN se realizaron con el método clásico de CTAB (Doyle & Doyle 1987) con algunas modificaciones. Aquellas que mostraron una baja concentración de ADN (menor a 1.0 ng/μL) y/o bajo nivel de ratio A260/A280, fueron nuevamente aislados con el DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, California, USA), siguiendo el protocolo recomendado por el fabricante. La verificación de la calidad y concentración del ADN extraído fue realizada de dos maneras, mediante corrida electroforética en gel de agarosa al 1.2% y con el uso del espectrofotómetro Nanodrop (Thermo Scientific, USA). En unos pocos casos se hizo uso del fluorómetro Qubit Fluorometer (Thermo Scientific, USA).

4.4.2. Amplificación

Para la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se usó un termociclador Thermo Fisher Scientific (Waltham, Massachusetts, USA). La amplificación de los marcadores seleccionados se llevó a cabo con un volumen total de 25 μL. Para el marcador ITS I-4 la reacción se estandarizó con la polimerasa *DreamTaq Green DNA Polymerase* (Thermo Fisher Scientific, USA), para lo cual se requirió 2.5 μL de Buffer 10X + MgCl₂ 25mM, 2.0 μL de DMSO, 0.7 μL de cada cebador, 1.0 μL de dNTPs 2.5 μM, 1 uL de polimerasa 2.5 mM, y 1 μL de 25 μg/μL de ADN. El programa de amplificación tuvo una temperatura inicial a 94°C por 5 min y 36 ciclos de denaturalización a 94°C por 1 min, alineamiento a 45°C por 1 min, extensión a 72° C por 1 min, seguido de una extensión final a 72°C durante 10 min.

Para *trnL-F* se usó la polimerasa de ADN recombinante (Thermo Scientific, USA), usando 2.5 μL de Buffer 10X + KCl 2.5 μL de MgCl₂ 25mM, 1–3 μL de ADN para obtener 25 μL/μL, 1.0 μL de dNTPs 2.5 μM, 1 uL de TaqDNA 2.5 mM, con un promedio de 25 μg/μL de ADN. El programa de amplificación consistió en un ciclo de denaturalización

inicial a 98°C por 4 min y 35 ciclos denaturalización a 94°C por 10 seg, alineamiento a 52°C por 30 seg de alineamiento para *trnL-F* “e, f” y a 57°C para “c, d”, extensión a 72° por 40 seg, seguido de la extensión final a 72°C por 10 min.

4.4.3. Edición de secuencias y alineamiento de ADN

Se amplificaron 40 individuos para la región nuclear ITS y el espaciador intergenético cloroplastidial *trnL-trnF* usando los cebadores “c” y “f”, separados en los segmentos “c”–“d” y “e”–“f” (White *et al.* 1990, Taberlet *et al.* 1991, Wurdack & Davis 2009, Van Ee *et al.* 2011, Dong *et al.* 2015) (Tabla 4).

Tabla 4. Primers (o cebadores) empleados en la amplificación y secuenciamiento de las regions ITS y *trnL-F* utilizados en este trabajo.

Nombre	Secuencia del cebador	Referencia
trnL-F "C"	5' CGAAATCGGTAGACGCTACG 3'	Taberlet <i>et al.</i> 1991
trnL-F "D"	5' GGGGATAGAGGGACTTGAAC 3'	Taberlet <i>et al.</i> 1991
trnL-F "E"	5' GGTTCAAGTCCCTCTATCCC 3'	Taberlet <i>et al.</i> 1991
trnL-F "F"	5' ATTTGAACTGGTGACACGAG 3'	Taberlet <i>et al.</i> 1991
ITS1	5' GTCCACTGAACCTTATCATTTAG 3'	Urbatsch <i>et al.</i> 2000
ITS4	5' TCCTCCGCTTATTGATATGC 3'	White <i>et al.</i> 1990

Las secuencias obtenidas en ambos sentidos fueron editadas usando el Software CodonCode aligner (CodonCode Coporation, Dedham, MA, USA) y Geneious 10.2.3 (<http://www.geneious.com>, Kearse *et al.* 2012). La ambigüedad de bases fue codificada mediante el código IUPAC (Johnson 2010). Todas las secuencias editadas fueron exportadas para ser posteriormente alineadas automáticamente usando el programa Clustal X (Thompson *et al.* 1997) en el software Mesquite Version 3.31 (Maddison & Maddison 2017). Posteriormente, los alineamientos fueron editadas manualmente en el programa MEGA (Kumar *et al.* 2015).

Las etiquetas de los nombres siguen el siguiente modelo:

C_pers_MO188_CU

El cual significa:

Inicial-del-género_4-primeras-letras-especie_Colector+número-de colecta_Departamento-de-colecta

4.4.4. Análisis filogenético

El modelo evolutivo, o sustitución de ADN, se generó mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC) a través del programa JModelTest 2.1.7 (Darriba 2012).

Las estimaciones filogenéticas fueron obtenidas mediante los análisis paramétricos de bootstrap y análisis de probabilidad posterior con el método bayesiano, independientemente realizados para cada gen. La estimación por máxima verosimilitud (MLE) se realizó con el programa RAxML (Stamatakis A. 2014), con análisis de muestreo con reemplazo (test de Bootstrap) de 10,000 a más repeticiones, colocando como outgroup al género *Brasiliocroton*.

Para el análisis bayesiano se usó el programa MrBayes versión 3.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001). Las probabilidades posteriores fueron obtenidas comenzando con muestras de árboles tomadas al azar; cuatro cadenas enlazadas (nchains=4); 10 000 000 generaciones; con el parámetro de frecuencia de árboles que se imprimen en la memoria igual a 10000 (imprfreq), descartando el 25 % de muestras iniciales (burninfrac=0.25); analizándolo cada 1000 generaciones (samplefreq=10000),

Los árboles generados fueron observados en el programa FigTree v1.4.2. (Rambaut 2010) para Macintosh OS X.

5. RESULTADOS

5.1. Caracteres diagnósticos del género *Croton*: Caracterización morfológica

5.1.1. Estípulas

Las estípulas presentes en las especies arbóreas de *Croton* son muy variables y tienen importancia taxonómica a nivel específico. La variación morfológica está representada por las siguientes características: pueden ser foliosas enteras (Fig. 5E), con una sola punta (Figs. 5G, 5H), o con varias puntas, flabeliforme y ciliadas (Fig. 5D); pueden ser subuladas enteras (Fig. 5A); presentar glándulas (Fig. 5C) en las puntas o en la base; o ser glabras (Fig. 5A). Pueden presentar abundante indumento, generalmente del mismo tipo de tricomas que el peciolo (e.g. Fig. 5B), o ser glabras (Fig. 5A). Algunas estípulas son persistentes y otras decíduas, dejando huellas con diferente forma en el tallo, las cuales pueden ser romboides o de forma semilunar. La consistencia de las mismas varían desde papiráceas a coriáceas.

Notas:

- Existen algunas variaciones dentro de la misma especie; sin embargo, mantienen características puntuales como la presencia de glándulas en cada punta de las estípulas (e.g. Figs. 5C y 5D).

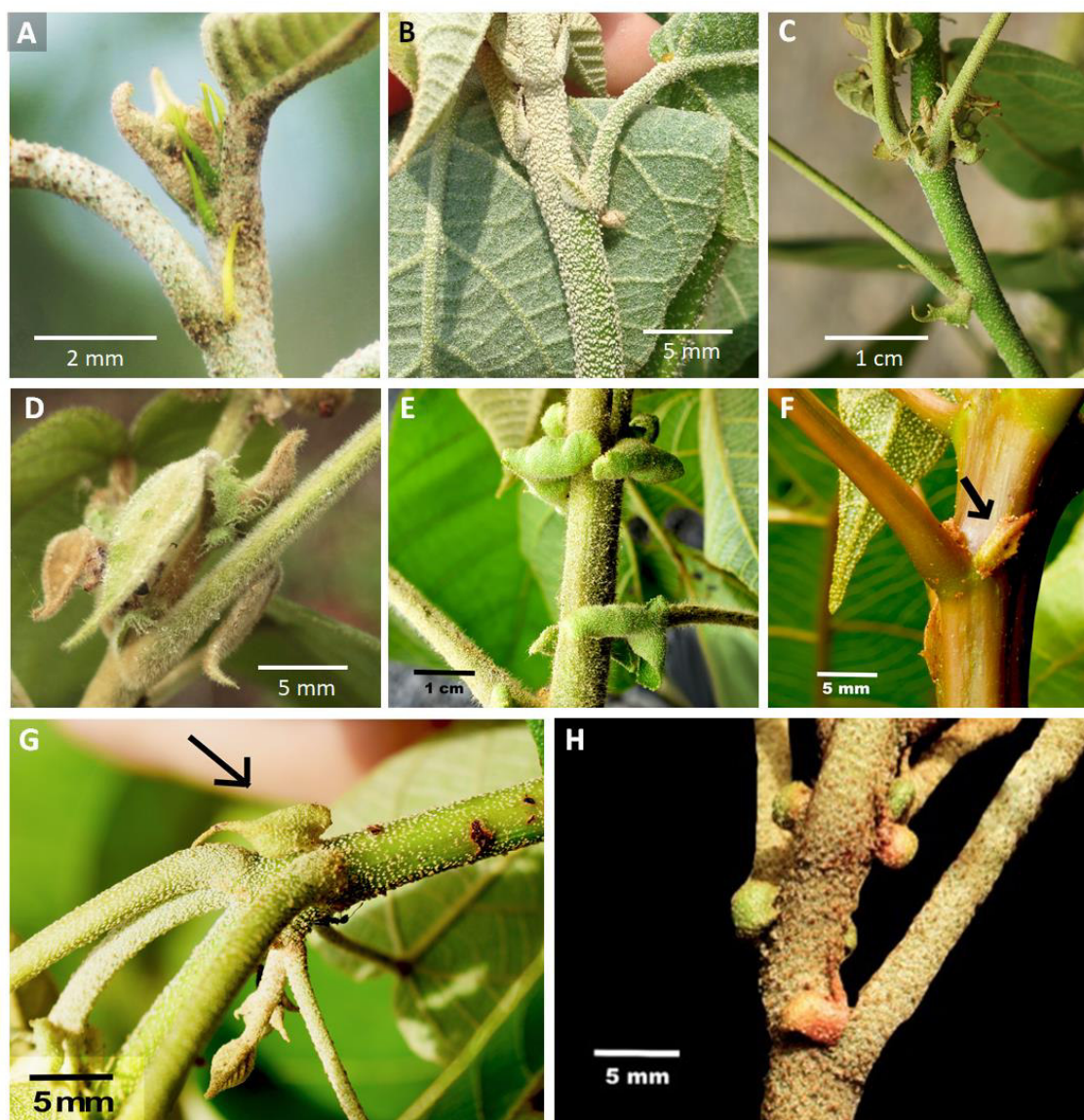


Figura 5. Tipo de estípulas en los árboles del género *Croton* en Perú. A. Estípulas subuladas enteras glabras de *Croton erythrochilus*. B. Estípulas foliosas de *C. tyndaridum*. C. Estípulas foliosas con glándulas en las numerosas puntas de *Croton* sp II. D. Estípulas flabeliformes con varias puntas de *C. perspeciosus*. E. Estípulas foliosas de *C. pilulifer*. F. Estípulas coriáceas foliosas de *Croton rusbyi*. G. Estípulas foliosas con glándulas en la punta de *Croton* sp II. H. Estípulas auriculares de *Croton* sp IV. Fuente: A. Ore M. 075; B. Ore M. 258; C. Ore M. 152; D. Ore M. 080; E. Ore M. 168; F. Ore M. 165; G. Ore M. 180; H. Ore M. 166.

5.1.2. Nectarios extraflorales

Los nectarios extraflorales presentes en las especies de *Croton* son muy variables dentro de cada una de las secciones y especies, ya que pueden ser acropetiolares (e.g. Figs. 6B, 6D, 6E, 6F), basilaminares (Fig. 6J), o tener la combinación de ambos (Fig. 6A); pueden ser estipitados o sentados (Figs. 6E, 6F, 6J); la forma que estos tienen pueden variar estando frescos o secos, presentan formas cóncavas (Figs. 6E, 6F), convexas (Figs. 6D, 6G, 6J), o pateliformes (Figs. 6A, 6C, 6H, 6I); el número y la posición (tomando en consideración la posición de la hoja) puede variar, generalmente aquellos que son acropetiolares tienen 2 nectarios extraflorales dispuestos hacia el lado adaxial (e.g. Fig. 6F) o abaxial (Fig. 6C), y aquellas que son basilaminares tienen numerosas glándulas ya sean estipitadas (Fig. 6A) o sentadas (Fig. 6J).

A veces se puede encontrar variación en el número y forma de las glándulas, dependiente de la maduración de las hojas y de las ramas, ya que algunas hojas jóvenes pueden presentar glándulas sentadas que más adelante poseerán estípites en hojas adultas. También pueden presentar tricomas del mismo tipo que se presentan en el peciolo, otras pueden ser glabras.

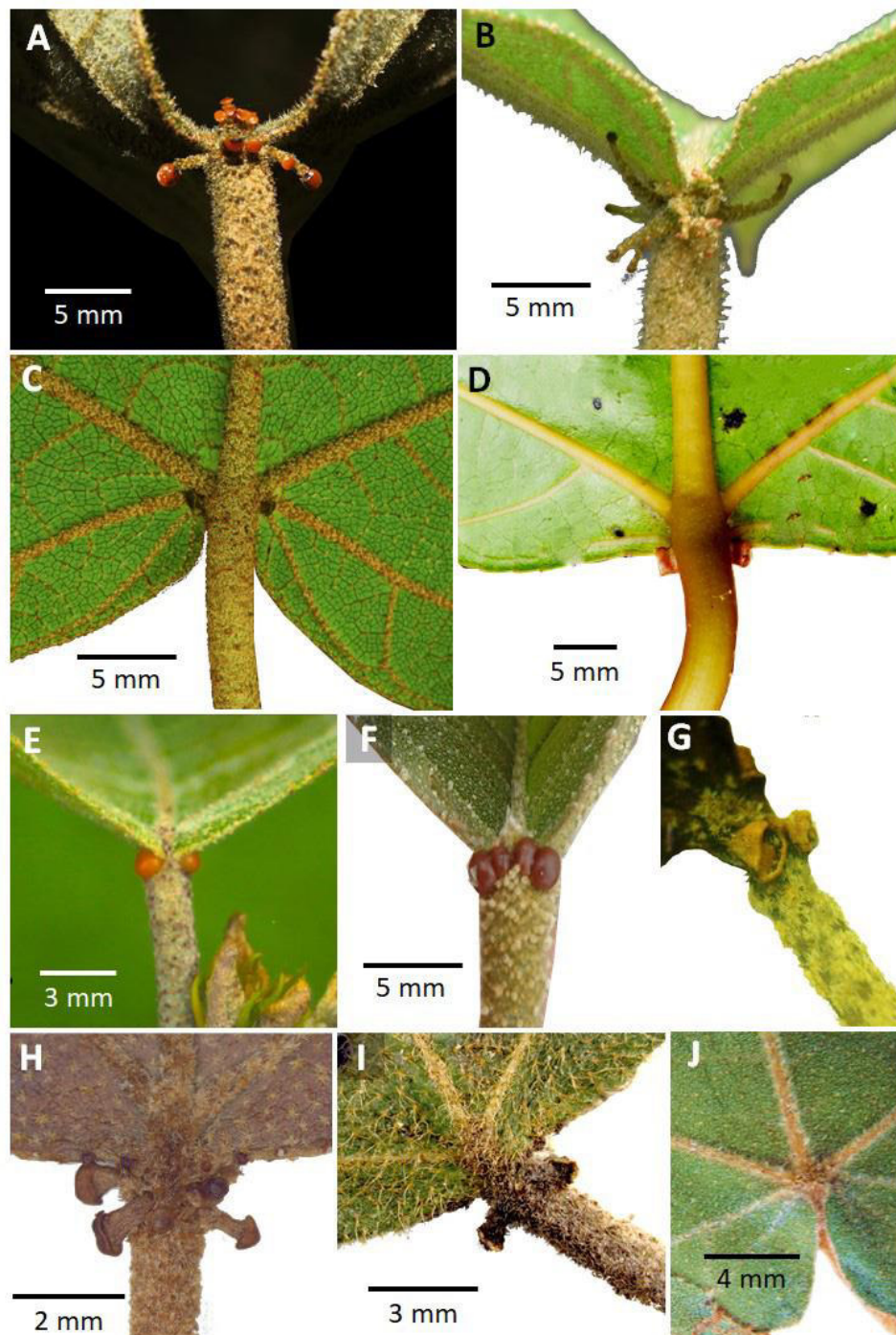


Figura 6. Tipos de nectarios extraflorales en los árboles del género *Croton* en el Perú. A. Glándulas estipitadas en lado abaxial y adaxial de *Croton* sp. I B. Glándulas acropetiales en lado abaxial de *Croton pilulifer*. C. Glándulas cortamente estipitadas en lado abaxial de *Croton* sp. IV D. Glándulas acropetiales de *C. rusbyi*. E. Glándulas sentadas ubicadas en lado abaxial de *C. erythrochilus*. F. Glándulas sentadas en lado adaxial de *C. sampatik*. G. Glándulas acropetiales estipitadas en lado adaxial de *C. beetlei*. H. Glándulas basilaminares en lado adaxial de *C. santamartensis*. I. Glándulas acropetiales de *C. beckii*. J. Numerosas glándulas sentadas en lado adaxial de *C. charaguensis*.

5.1.3. Indumento

Las especies pertenecientes a los árboles del género *Croton* exhiben un amplio rango en la abundancia y variación morfológica de los tricomas; estas pueden ser diferentes en peciolo, flores estaminadas, flores pistiladas, cara adaxial (Figs. 7A, 7B, 7C, 7D) o abaxial (Figs. 7E, 7F, 7G, 7H, 7I) de las hojas, etc; dentro de un mismo individuo, siendo las dos últimas aquellas mayormente descritas y de mayor representación para su caracterización morfológica. Siguiendo con la caracterización de Webster (1996), que nos permite una separación clara entre secciones y ayudó a dilucidar la separación entre especies, se tienen 4 tipos generales de tricomas: estrellados (aquellos tricomas que tienen un número no mayor a 10 radios dentro de un mismo plano), fasciculados, rosulados y lepidotos (las cuales se encuentran embebidas en la base de los radios).

Estrellados (Figs. 7F, 7I): Los radios generalmente son paralelos a la superficie de las hojas (Fig. 7F); sin embargo, a veces se puede observar una ligera variación con algunos radios que comienzan a posicionarse en un diferente plano, proyectando una transición a tricomas fasciculados (Fig. 7I). Algunas veces son pediceladas o con un radio central prominente denominado radio porrecto.

Fasciculado (Figs. 7A, 7B): Con un número de radios entre 5 a 8, los cuales se encuentran en diferente plano y tienden a presentar un corto pedicelo, generalmente de un color más intenso que el resto de radios (Fig. 7A).

Rosulado (Figs. 7C, 7D): Presentan un número de radios variados que va desde 10 hasta 15, generalmente presentan un umbo (estructura central) bien prominente (Fig. 7C), alrededor del cual se posicionan los radios en diferentes planos, siendo la longitud de cada radio menor a 200 μm .

Lepidoto (Figs. 7E, 7G, 7H): Tricomas que se encuentran en el mismo plano con radios unidos en la base, presentan un umbo prominente con un color más intenso:

- Lepidoto dentado (50 – 80% unión): Se pueden observar como si tuviese dientes en el margen de los tricomas, a veces se puede observar que esta incisión del tricoma se genera cada 3 o 4 radios (Fig. 7G).
- Lepidoto subentero (80-100 % unión): Los individuos que presentan este tipo de tricomas generalmente es acompañado de un indumento denso (Fig. 7H).

También puede presentar pedicelos o la presencia de un tricoma porrecto en el centro (Fig. 7E).

Notas:

- Se puede observar la combinación de tricomas semejantes (e.g. fasciculados y estrellados) dentro de la misma superficie de la hoja. Así como también ligeras diferencias entre toda la superficie y las venas principales y secundarias, las cuales tienen indumento más denso.
- Aquellas que tienen tricomas con pedicelos o tricomas porrectos tienen una textura escabrosa, siendo también de fácil desprendimiento.
- La abundancia del indumento también puede variar conforme al cambio altitudinal o la ubicación geográfica (dentro de una misma especie), observándose que aquellas que se encuentran en mayores altitudes tienden a tener mayor indumento, así como aquellas que se encuentran en zonas más húmedas tienden a tener menos.

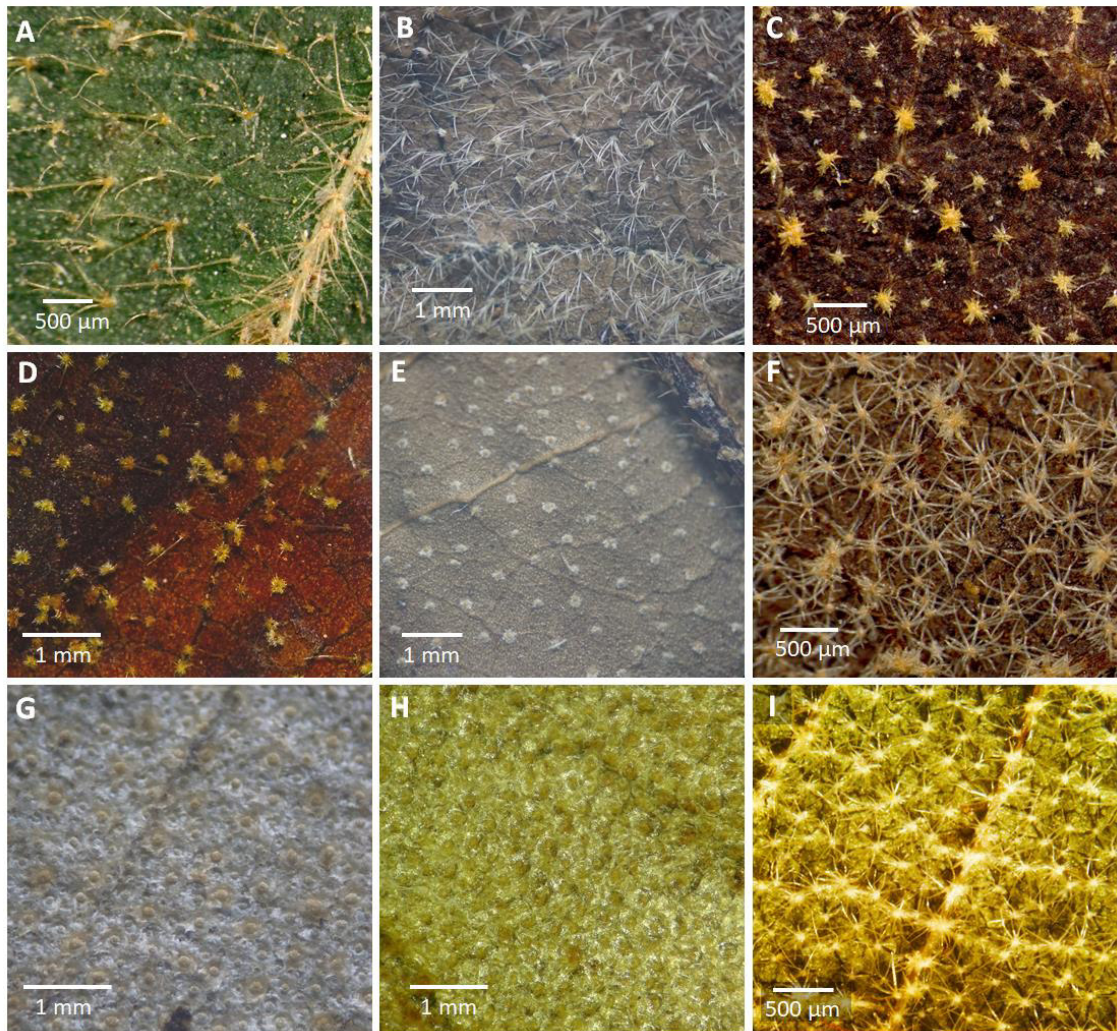


Figura 7. Indumento de las especies arbóreas del género *Croton* en el Perú. A. Tricomas fasciculados de *Croton beckii*. B. Tricomas fasciculados de *C. charaguensis*. C. Tricomas rosulados de *C. santamartensis*. D. Tricomas rosulados porrectos de *C. erythrochilus*. E. Tricomas lepidotos con radio central porrecto de *C. tessmannii*. F. Tricomas estrellados de *C. santamartensis*. G. Tricomas lepidoto-dentado de *C. matourensis*. H. Tricomas lepidoto-entero de *C. cuneatus*. I. Tricomas estrellados de *C. charaguensis*.

5.1.4. Inflorescencias

La mayoría de las especies de árboles de la sección *Cyclostigma* tienen la disposición de las cimas bisexuales a lo largo de la inflorescencia, siendo estas generalmente alargadas, con la presencia de una flor pistilada por cima (Fig. 8A) o cimas con varias flores pistiladas (Fig. 8B).

Sin embargo, también se puede observar que algunas tienen cimas unisexuales con la representación de flores pistiladas en la parte proximal de la inflorescencia, y flores estaminadas a lo largo de la parte distal. (Fig. 8D).

Notas:

- Las flores estaminadas se caen y dejan solo cicatrices en la base de cada cima cuando se genera el fruto.
- La madurez de los frutos se puede observar desde la parte proximal hacia la parte distal de la inflorescencia (Fig. 8C), con un ligero cambio en el tamaño de los sépalos de las flores pistiladas.



Figura 8. Inflorescencias e infrutescencias de los árboles del género *Croton* en el Perú. A. Disposición de címulas bisexuales a lo largo del eje de la inflorescencia en *Croton* sp. II. B. Frutos dispuestos a lo largo del eje de la inflorescencia en *C. rusbyi*. C. Címulas unisexuales dispuestas a lo largo del eje en *C. perspicuosus*. D. Frutos dispuestos en la parte proximal y címulas estaminadas en la parte distal de la inflorescencia en *C. perspicuosus*.

5.1.5. Flores pistiladas

Las flores pistiladas de los árboles de la sección *Cyclostigma* de *Croton* son generalmente actinomorfas, las cuales son valvadas o ligeramente reduplicadas-valvadas con el ápice agudo, a diferencia de algunas secciones (e.g. secc. *Luntia*) que tienen cáliz con sépalos reduplicados. La mayoría de las flores pistiladas son apétalas; sin embargo, algunas especies sí cuentan con una modificación de pétalos que tienen formas aciculares con presencia o ausencia de glándulas en las puntas. La diferencia entre especies no es muy marcada en cuanto a la morfología y número de ramas estigmáticas; algunas están caracterizadas por presentar estilos bífidos (Figs. 9A, 9B) o doblemente bífidos, y multífidos, las cuales pueden ser delgadas o ensanchadas en la base, dando la impresión de tener ramas estigmáticas más cortas (Fig. 9E). La ramificación del estilo en ramas estigmáticas puede generarse desde la base del estilo (Fig. 9D) o desde un punto más distal (Fig. 9A), siempre contándose con 3 estilos que pueden estar unidos en la base o ligeramente separados.

La variación dentro de la forma de los estigmas y número de ramas estigmáticas se puede ver claramente representada entre secciones. Por ejemplo, para el caso de la sección *Luntia*, se tiene estilos multífidos con 7-10 ramas estigmáticas con forma flavelada (Fig. 9C); así como también, se puede observar la presencia de columnas estilares en la sección *Luntia* (Fig. 9F).

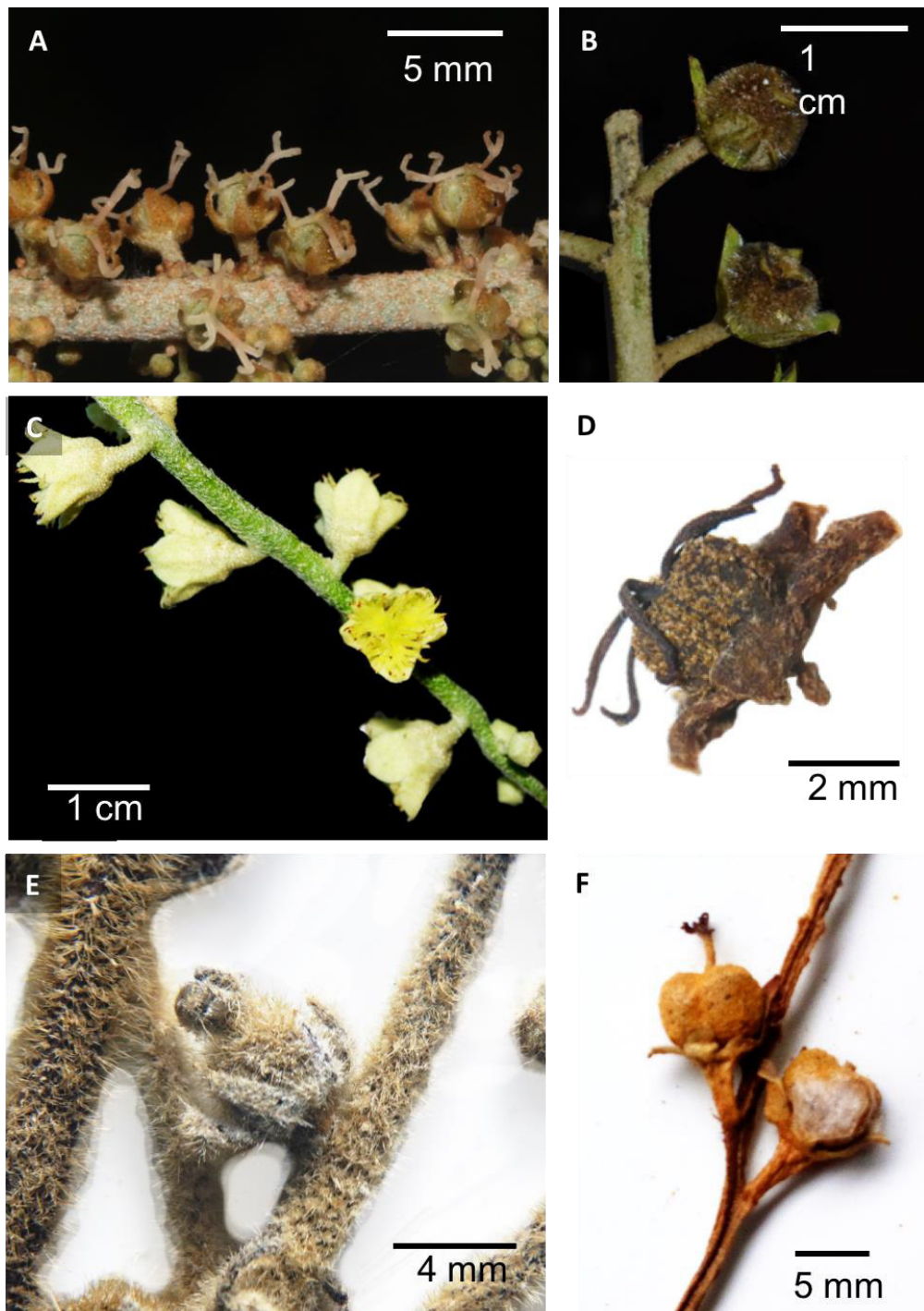


Figura 9. Flores pistiladas y frutos de los árboles del género *Croton* en el Perú. A. Flores pistiladas mostrando ramas estigmáticas doblemente ramificadas en *C. erythrochilus*. B. Flores pistiladas de *C. pilulifer*. C. Flores pistiladas con numerosas ramas estigmáticas en *C. palanostigma*. D. Frutos mostrando pistilos ramificados desde la base, en *C. pilulifer*. E. Flores pistiladas sésiles con estigmas bífidos cortos en *C. perspicuosus*. F. Frutos con estilos múltifidos unidos en la base (columna estilar) en *C. matourensis*.

5.1.6. Semillas

La forma de los frutos esquizocarpos es muy variada dentro de las diferentes secciones y especies de los árboles de *Croton* presentes en Perú, siendo subglobosos, globosos o trilobados (algunos muy marcados). El tamaño de las semillas es correspondiente al tamaño de los frutos, puesto que algunos son muy pequeños y otros muy grandes (Fig. 10F). El color y la forma de las semillas varía entre especies, excepto las que son muy cercanas taxonómica y filogenéticamente, en este caso el tamaño, la forma, la rugosidad del fruto y la forma de la carúncula son muy similares.

Todas las especies dentro de la sección *Cyclostigma* presentan carúncula, la mayoría tienen forma trapezoidal o romboidal, presente en la parte apical de la semilla. Algunas presentan superficie lisa (Figs. 10B, 10D) y otras presentan hendiduras muy marcadas (Figs. 10A, 10C).

En otras secciones, como el caso de *Cuneati*, hay una clara distinción en las características de las semillas, puesto que estas o no presentan carúncula o tienen una modificación en los arilos que pueden cubrir toda la parte ventral de la semilla (Fig. 10E) o solo la parte media (Fig. 10G).

Notas:

- La consideración del tamaño de la semilla depende del estado de madurez de la planta en algunas especies o individuos, puesto que algunas llamadas abortivas tienen los frutos más pequeños, por ende, también las semillas.

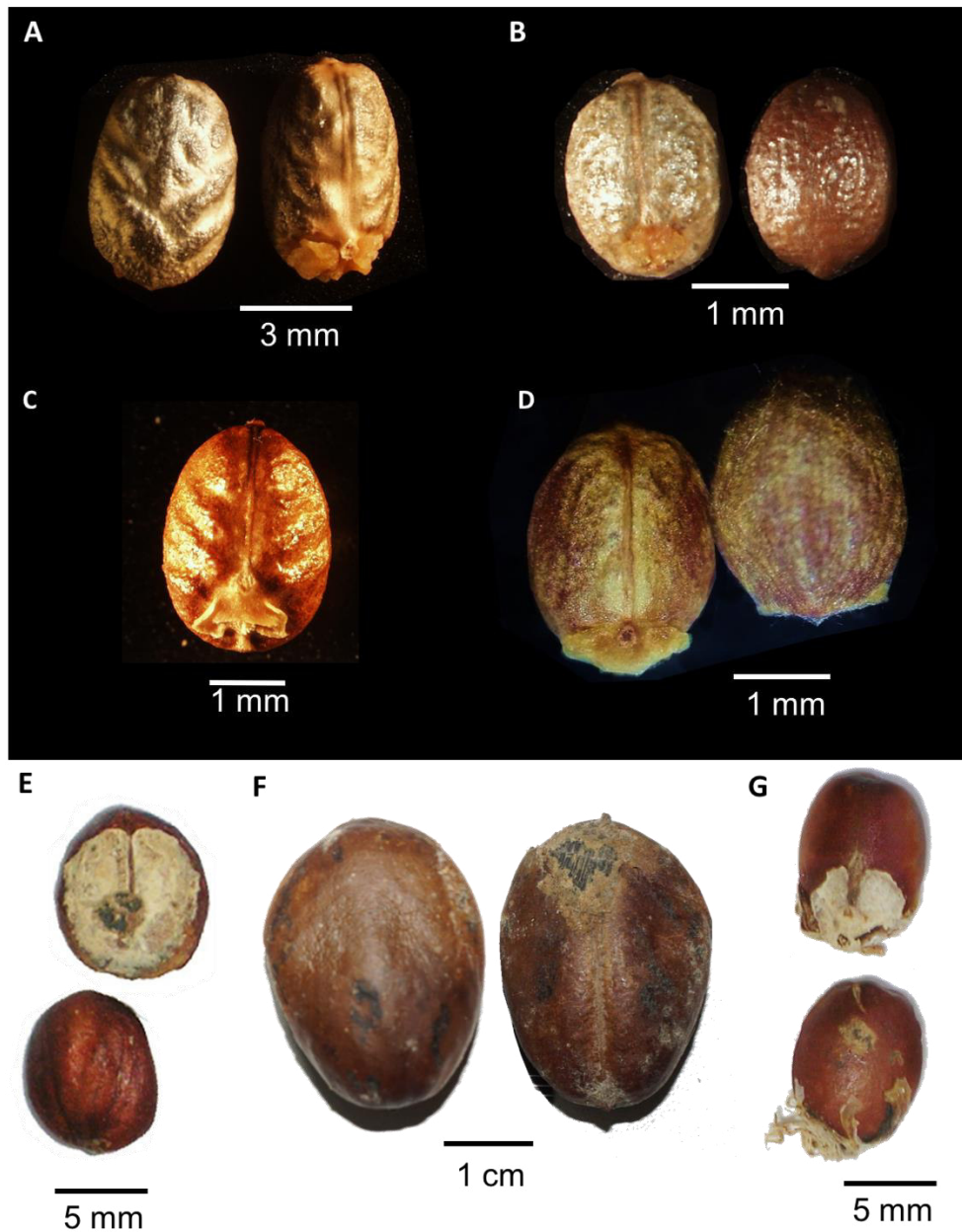


Figura 10. Semillas de los árboles del género *Croton* en el Perú. A. *Croton charaguensis*. B. *Croton erythrochilus*. C. *Croton lechleri*. D. *Croton* sp. III. E. Semillas con la carúncula modificada a arilo cubriendo toda la parte ventral en *C. cuneatus*. F. Semillas de gran tamaño en *C. pachypodus*. G. Semillas con la carúncula modificada a arilo cubriendo la parte inferior media en *C. tesmannii*.

5.1.7. Látex

Recientes estudios con especial enfoque en las especies de la sección *Cyclostigma* del género *Croton* (Wiedenhoeft *et al.* 2009), han determinado la presencia de tubos laticíferos. La variación en la coloración del látex de las especies arbóreas va desde un anaranjado claro, como el caso de *C. rusbyi* (Fig. 11B), hasta una coloración roja intensa como en *C. erythrochilus* (Fig. 11A) y rojizo clara en *C. perspeciosus* (Fig. 11E). La intensidad de la coloración depende de la especie además de las características edáficas y/o fisiológicas en donde se encuentran dichas poblaciones, tal y como se puede observar en campo. Las personas que se benefician de este recurso, pueden diferenciar entre diferentes tipos de "sangre de grado", en relación a los diferentes tipos de suelos. Por ejemplo, la especie *C. tyndaridum* es considerada como "sangre de grado claro" y *C. erythrochilus* como "oscuro", atribuyéndoles incluso diferentes capacidades de cicatrización.

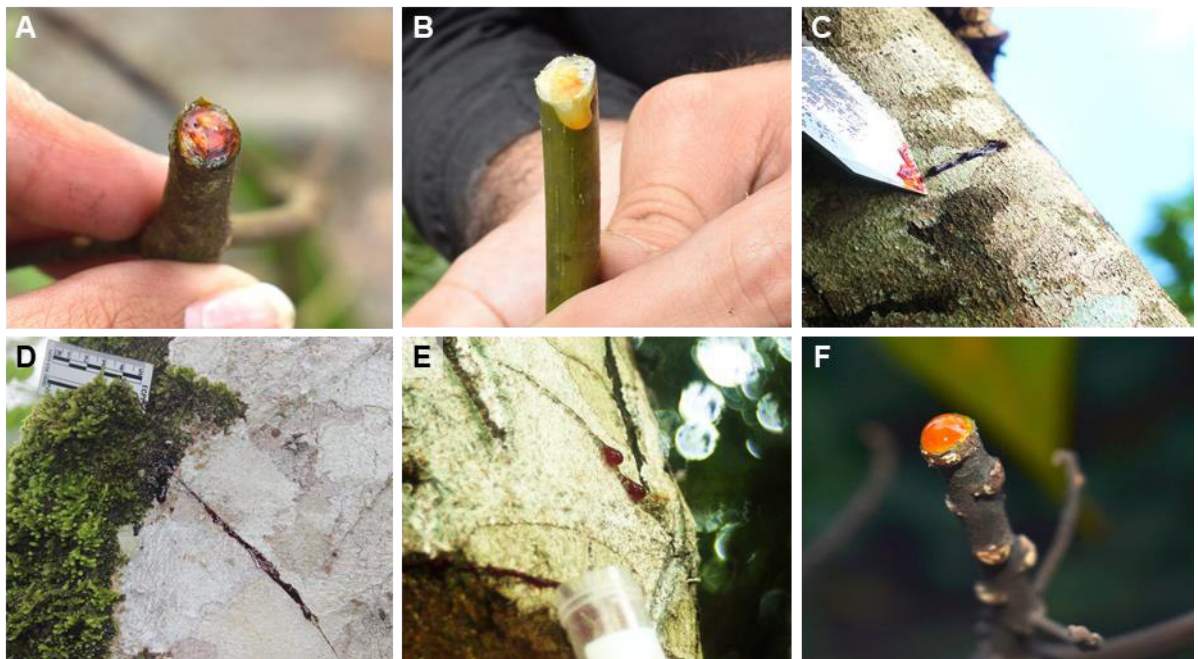


Figura 11. Intensidad en coloración del látex de algunas especies arbóreas pertenecientes al género *Croton* (secc. *Cyclostigma*). A. Látex rojizo en ramas de *C. erythrochilus*. B. Látex anaranjado presente en ramas de *C. rusbyi*. C. Látex rojizo intenso en la corteza de *C. tyndaridum*. D. Látex rojizo en corte de corteza de *C. tyndaridum*. E. Látex rojizo claro en la corteza de *C. perspeciosus*. F. Látex anaranjado en ramas de *C. erythrochilus*.

5.2. Tratamiento taxonómico

5.2.1. Clave para diferenciar secciones del género *Croton*

Clave para las secciones:

Árbol con flores unisexuales ubicadas a lo largo de las inflorescencias unisexuales o bisexuales; hojas que generalmente cambian de color a anaranjado-rojizo cuando son adultas y caen; presencia de glándulas sésiles o estipitadas en la base de las hojas; generalmente presentan látex rojizo, anaranjado o amarillo dependiendo de la especie y/o edad de la planta.

1. Venación palmada actinodódroma basal o triplinervia..... **2**
- 1'. Venación pinnada..... **4**
2. Hojas que no presentan glándulas en la lámina foliar, con márgenes enteros, serrados o ligeramente dentados; a veces con glándulas en los márgenes de las hojas; glándulas extraflorales sentados o estipitados; estilos bífidios o multífidos; sépalos de flores pistiladas valvadas..... **3**
- 2'. Hojas que presentan glándulas en la lámina foliar (lado adaxial y abaxial), con márgenes enteros, a veces con hendiduras; glándulas en los márgenes de las hojas; glándulas extraflorales sentados; estilos multífidos (18 - 36 ramas estigmáticas); sépalos de flores pistiladas reduplicados..... **C. sect. *Luntia*** (pág.110)
3. Indumento lepidoto; estípulas decíduas, enteras; 2 glándulas acropeciulares estipitadas; estilos bífidios..... **C. sect. *Corylocroton*** (pág.49)
- 3'. Indumento estrellado a glabro; estípulas enteras o ramificadas; de 2 a numerosas glándulas sentadas o estipitadas; estilos bífidios o multífidos **C. sect. *Cyclostigma*** (pág.59)
4. Hojas con márgenes mayormente serrados, crenados o sinuosos (a veces enteros); generalmente presentan coléteres; indumento lepidoto o estrellado; semillas pequeñas (<1.5 cm); pétalos de flores femeninas a veces reducida o ausente..... **5**
- 4'. Hojas con márgenes enteros sin presencia de coléteres; indumento lepidoto; semillas muy largas (3–5 cm); pétalos de flores femeninas ausentes **C. sect. *Pachypodi*** (pág.119)
5. Margen entero, serrado serrulado; no presenta glándulas estipitadas en el margen de las hojas; estilos bífidios o multífidos; indumento lepidoto; semillas no comprimidas lateralmente **6**

- 5'. Margen serrado a ligeramente crenado con glándulas estipitadas en el margen de las hojas; indumento de tricomas rosulados; estilos bífidos, semillas lateralmente comprimidas **C. sect. *Sampatik*** (pág.123)
6. Generalmente presenta coléteres en el margen de la lámina, que puede ser entero, serrado o serrulado **7**
- 6'. Ausencia de coléteres en el margen de las láminas, generalmente entero **8**
7. Sépalos de flores pistiladas valvados; estilos bífidos libres desde la base; semillas con carúncula modificada a la presencia de un arilo **C. sect. *Cuneati*** (pág.52)
- 7'. Sépalos de flores pistiladas reduplicados; estilos multífidos unidos en la base; semilla con carúncula..... **C. sect. *Luntia*** (pág. 110)
8. Indumento abundante; glándulas acropeciolaes sentadas; sépalos de flores pistiladas imbrincados, connados en la base; presencia de columna estilar..... **C. sect. *Cleodora*** (pág.43)
- 8'. Indumento esparcido; glándulas acropeciolaes estipitadas; sépalos de flores pistiladas libres; ausencia de columna estilar..... **C. sect. *Eluteria*** (pág.108)

5.2.1.1. Sección *Cleodora*

i. *Croton cajucara* Benth.

Croton cajucara Benth. — TIPO: BRASIL. Pará, On the Lago de Quiriquiry, near Obidos, Dec 1849, *R. Spruce s.n.* (holotipo K; isotipos A, M, P).

Croton motilonorum Croizat. Memoria. Sociedad de Ciencias Naturalies La Salle 10: 126. 1950. — TIPO: VENEZUELA. Zulia, Colón, Orillas de bosques vírgenes a lo largo del ferrocarril de Los Encontrados a Casigua-El Cubo, unos 10–15 kilómetros al norte de Casigua-El Cubo, mayo de 1949, *L. Croizat s.n.* (holotipo CAR; isotipo F [F1426209]).

Croton seputubensis Hoehne (1914: 53). — TIPO: BRASIL. Mato Grosso: Salto da Felicidade, Sepotuba, enero de 1914, *F.C. Hoehne 5615* (lectotipo R).

Árbol dioico de hasta 8 m; hojas alternas oblanceoladas con ápice caudado; indumento lepidoto; margen de hojas entero a ligeramente crenado, indumento denso con tricomas dentados–lepidotos (50-80% unidos) en cara abaxial; estípula linear subulada; 2 glándulas acropeciolas sentadas en lado abaxial; inflorescencias terminales y axilares (hasta 3 cm de longitud); sépalos de flores pistiladas bastante unidos en la base; presencia de brácteas que cubren la mitad de flor pistilada.

Distribución y Hábitat— Bosque húmedo tropical. En suelos arcilloso–arenosos, zonas no inundables. Conocida de Madre de Dios, entre los 160–200 m. También distribuida en Bolivia, Brasil, Guyana, Surinam y Venezuela (Fig. 13).

Material revisado— **Madre de Dios**, Tambopata, Las Piedras, Cuzco Amazónico, en camino al lago Sandoal, 12°29'S, 69° 03'W, 200 m, 28 de octubre de 1991, *Timaná M. & Jaramillo N. 2843* (MO, WIS).

ii. *Croton lorentensis* Riina & Caruzo.

Croton lorentensis Riina & Caruzo. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 103(3); 330–349. 2018 — TIPO: PERU. Loreto: Intuto, Río Tigre, 4 de agosto de 1968, S. *McDaniel* 10777 (holotipo MO; isotipos DAV, USM).

Árbol dioico de hasta 8 m; hojas fuertemente dicoloras, estrechamente ovadas, ápice acuminado, base cuneada, margen entero; superficie adaxial glabra con tricomas estrellados esparcidos en la vena principal, superficie abaxial plateada cubierta con tricomas lepidotos–subenteros y lepidotos–estrellados; 2 nectarios extraflorales, basilaminares, sésiles, pateliformes, ubicados hacia lado abaxial; inflorescencias cortas que llegan hasta 2.5 cm, terminales y axilares, címulas proximales con 1 flor pistilada, distales con 2 flores estaminadas; flores estaminadas campanuladas, cortamente pediceladas, sépalos triangulares e imbrincados, cerca de 10 estambres; flores pistiladas campanuladas, subsésiles, 5 sépalos basalmente connados, profundamente ovados, reduplicados–valvados, flores pistiladas apétalas; ovario globoso, indumento denso con tricomas lepidotos, 3 estilos basalmente connados en una columna, cada estilo dividido en 4 ramas estigmáticas (Fig. 12).

Distribución y Hábitat— Solo conocida en su localidad tipo de la Amazonía peruana en Loreto a 160 m de altitud (Fig. 12).

Material revisado— **Loreto**, Intuto, Río Tigre, 4 de agosto de 1968, *McDaniel* 10777 (USM).



Figura 12. *Croton lorentensis*. A. Imagen de espécimen mostrando las ramas y la coloración de las hojas. B. Tricomas de cara abaxial mostrando tricomas lepidotos. C. Glándulas basilaminares dispuestas en lado abaxial. D. Flores femeninas con brácteas señaladas con flechas. E. Flor masculina. Fuente: A-E: *McDaniel 10777*.

iii. *Croton fragrantulus* Croizat.

Croton fragrantulus Croizat. Darwiniana 6: 446. 1944. — TIPO: PERU. prope Chacahuani, s.dat., J.A. Ruiz s.n. (holotipo G; isotipo P).

Croton paniculatus Müll Arg. Linnaeae. 34: 87. 1865. Nom. Illeg.

Árbol monoico de hasta 7 m; hojas alternas elípticas, ápice agudo; margen serrulado; estípulas aciculares; 2 glándulas acropeciulares sésiles dispuestas hacia el lado abaxial; ramas aplanadas con tricomas estrellados; hojas pinnatinervadas; numerosas inflorescencias terminales (≤ 30 cm), yemas blancas cremosas, 2–3 flores (1 flor pistilada y 1–2 flores estaminadas) distribuidas en címulas bisexuales; flores con pedicelos cortos (2–3 mm), sépalos de flores pistiladas subcampanulados con el ápice redondeado; anteras elipsoides, 5 nectarios extraflorales en la base del ovario.

Distribución y Hábitat— Bosque secundario. Distribución disyunta entre Perú (localidad tipo) y Bolivia [Toledo 1318 (USZ), Foster 424 (USZ)]. En Perú se conoce solo del departamento de Huánuco (localidad tipo) (Fig. 13).

Material revisado— Huánuco. Chacahuasi, Ruiz & Pavon s.n. (P).

Comentarios— No se cuenta con material de *C. fragrantulus* depositado en herbarios de Perú. Según Caruzo & Cordeiro (2013), en Perú la especie solo se conoce de la colección tipo Ruiz & Pavón s.n. (P).

iv. *Croton pseudofragrans* Croizat.

Croton pseudofragrans Croizat. *Caldasia* 2(7): 126. 1943 — TIPO: COLOMBIA. Putumayo: selva higrófila del río Putumayo, en los márgenes del afluente izquierdo Piñuña Negro, 240 m, 20 de noviembre de 1940, *J. Cuatrecasas 10700* (holotipo A; isotipos COL, F, U, US).

Árbol que llega a los 10 m de altura; hojas alternas, cordadas, ápice agudo, margen entero a ligeramente aserrado, indumento esparcido en cara adaxial y denso en cara abaxial, con tricomas estrellados; 2 glándulas acropeciolas sésiles ubicadas en lado abaxial; inflorescencias cortas (1.5–2 cm), axilares; címulas cremas proximales pistiladas; flores pistiladas con 3 pistilos, tetráridos, frutos verdes.

Distribución y Hábitat— Bosques primarios y secundarios, áreas alteradas, sobre suelos lateríticos. Solo ubicada en el departamento de Loreto en Perú, a los 210 m. También distribuido en Colombia y Ecuador (Fig. 13).

Material revisado— Loreto, Prov. Alto Amazonas, Andoas, río Pastaza, cerca al borde de Ecuador, 2°48'0"S, 76°28'0"W, 210 m, 14 de agosto de 1980, *Gentry A. 29678* (AMAZ); Andoas, campamento pretolero, río Pastaza, 2°55'0"S, 76°25'0"W, 210 m, 21 de noviembre de 1980, *Vasquez & N. Jaramillo 832* (AMAZ).

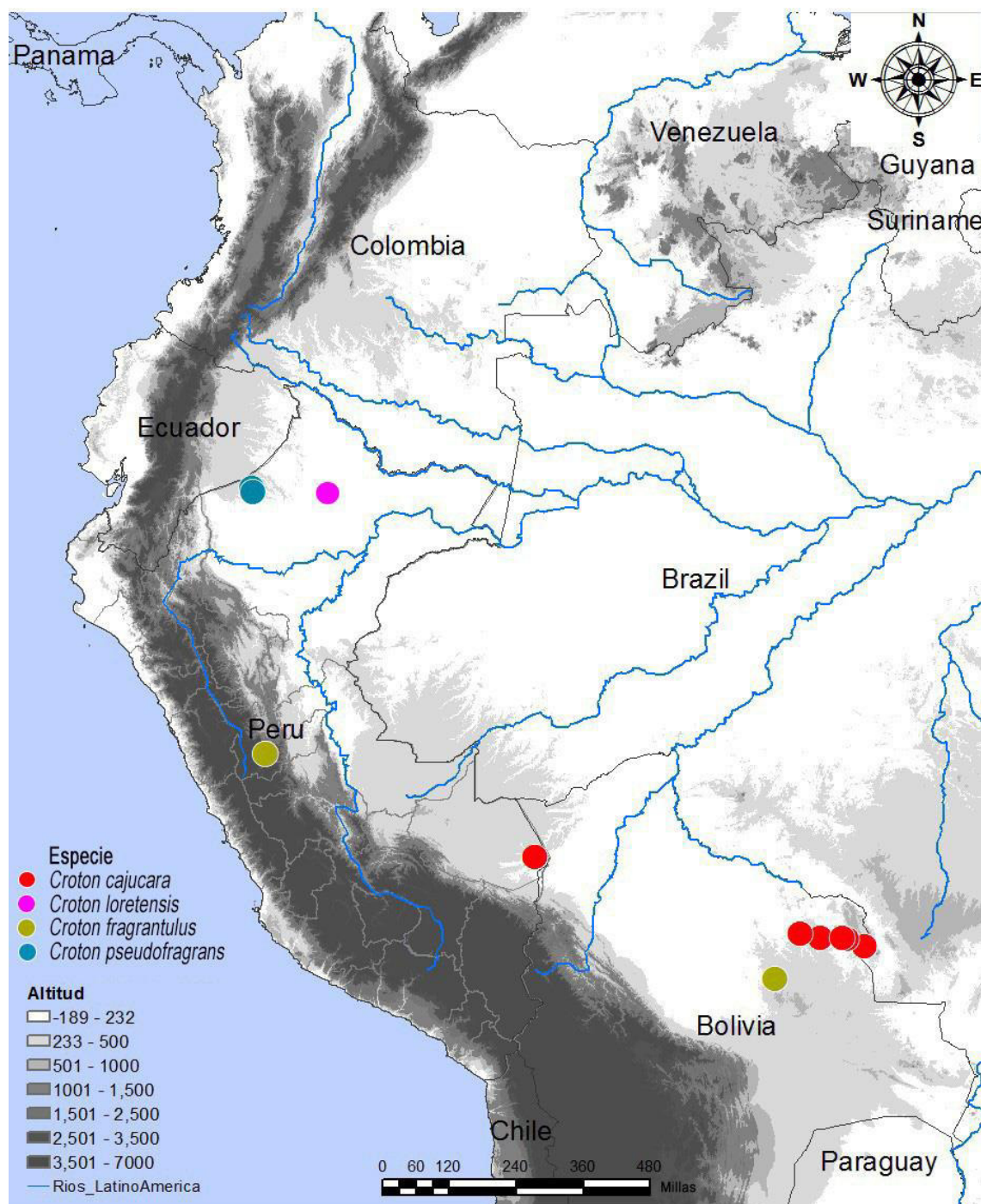


Figura 13. Distribución de las especies *Croton cajucara*, *C. lorentensis*, *C. fragrantulus* y *C. pseudofragrans* pertenecientes a la sección *Cleodora*.

5.2.1.2. Sección *Corylocroton*

v. *Croton beetlei* Croizat.

Croton beetlei Croizat. Journal of the Arnold Arboretum. 21: 104-105. — TIPO: ARGENTINA. Salta, Dpto. Oran, Rio Tarija, Bolivian border, near Volcan, 50 Km northeast of Oran; sandy land, woods, 800m, 1938, *Eyerdam & Beetle 22829* (holotipo GH; isotipos F, MO, LIL, G).

Árbol monoico, no mayor a 18 m de alto; indumento denso de tricomas lepidotos; hojas alternas de márgenes serrados a ligeramente aserrulados, ovadas a ligeramente acorazonadas, ápice agudo a redondeado, base truncada a obtusa; coléteres presentes, más notorios en hojas jóvenes; venación palmada actinodódroma basal a semicraspedródoma con tricomas dentados-lepidotos (radios unidos entre un 50–80%); cara adaxial de color verde pálido, cuando secas color de cara adaxial marrón clara a oscura, color de cara abaxial más oscura, aspecto arenoso; indumento denso de tricomas estrellados-lepidotos (30–50% unidos) y estrellados; estípula decídua; 2 glándulas acropeciulares estipitadas, más o menos convexas, presentes en la parte adaxial; 12-14 estambres; sépalos de flores pistiladas ausentes; estilos libres, bífidos; frutos trilobados con tricomas lepidotos (Fig. 14).

Distribución y Hábitat— Bosque semideciduo. Bosque Nacional de Tumbes, Reserva de Biósfera del Noreste, entre los 500–720 m. También distribuida en Bolivia y norte de Argentina (Zuloaga & Morrone 1996) (Fig. 15).

Material revisado— **Tumbes**, Zarumilla, Matapalo; 3°50'29"S, 80°15'33"W, 720 m, 10 de noviembre de 1992, *Díaz C., Horna H. & Peña E. 5948* (USM); Matapalo, entre P.C. "El Coucho" y P.C. Bosque Nacional de Tumbes. Reserva de Biósfera del Noreste, 3°50'29"S, 80°15'30"W, 500 m, 15 de julio de 1992, *Díaz C., Horna H. & Peña E. 4853* (USM); Matapalo, trocha de desvío hacia Campo Verde, desde el cruce hacia el puesto de vigilancia Figueroa, 650 m, 23 de junio de 1995, *Díaz C., Horna H. & Peña E. 7480* (USM); Matapalo, zona "El Caucho-Campo Verde". Parcela "E" evaluación permanente, 3°50'29"S, 8°15'30"W, 500 m, 17 de febrero de 1993, *Díaz C., Osorio H., Romero M., Carero M., Ocaña R., Grandez A., Díaz H., Díaz D. 7480* (USM).

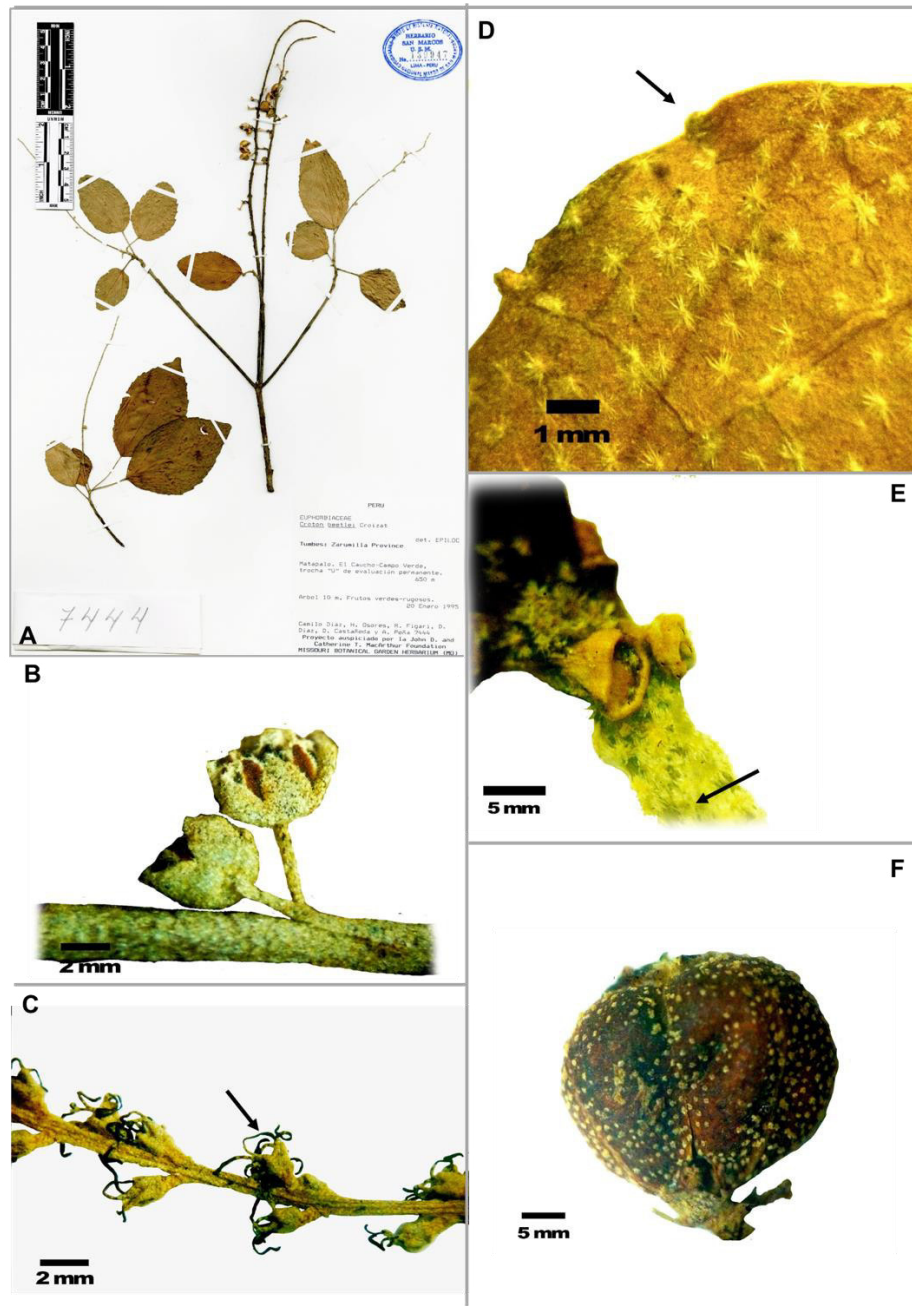


Figura 14. *Croton beetlei*. A. Imagen del voucher Díaz 7444 mostrando la disposición de las ramas e inflorescencias. B. Flores estaminadas jóvenes. C. Flores femeninas jóvenes mostrando las ramas estigmáticas bifurcadas. D. Tricomas estrellados de cara adaxial mostrando coléteres en borde de lámina, indicados con flechas. E. Glándulas acropetiolares estipitadas. F. Fruto mostrando los tricomas estrellados esparcidos. Fuente: A: Díaz & col. 74444 B: Díaz 6363; E: Díaz 6359; G: Díaz 6530; C, F: Díaz 6461.

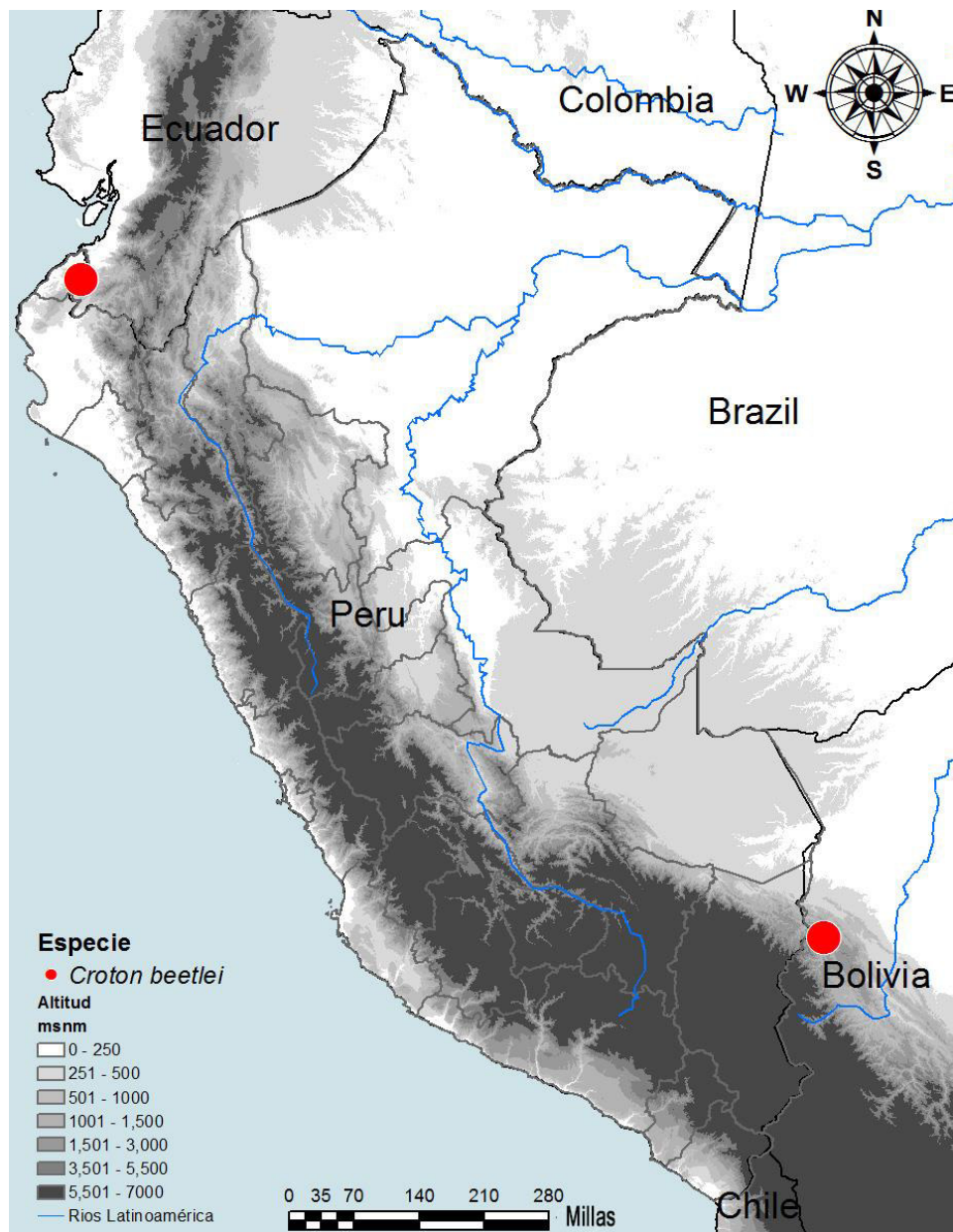


Figura 15. Distribución de la sección *Corylocroton* representado por la especie *C. beetlei* con distribución disyunta entre el norte de Perú y Bolivia.

5.2.1.3. Sección *Cuneati*

vi. *Croton cuneatus* Klotzsch

Croton cuneatus Klotzsch, London Journal of Botany. 2(1): 49. 1843. — TIPO: GUYANA. Roraima expedition, 1839 *Richard Schomburgk s.n.* (lectotipo, designado por Riina *et al.* en Taxon 59 (4): 1147–1160, 2010, K; isoelectotipos B destruido, F-neg. 5079, G); Brasil, on the Amazon river, 1836, *E.F. Poeppig 2593* (sintipo G); Brasil, Río Negro: en sylvis Japurensibus, *C.F.P. Martius s.n.* (sintipo M 0089073).

Croton surinamensis Müll. Arg. Linnaea 34: 82. 1865 — TIPO: SURINAM. *Fr. W.R. Hostmann 1094* (lectotipo, designado por Riina *et al.* en Taxon 59 (4): 1147–1160, 2010, G; isoelectotipos B destruido, F-neg. 5184, K, G-DC); Surinam, *A. Kappler 1505* (sintipo G); Surinam, *H.C. Hocke s.n.* (sintipo U?).

Croton martii Müll. Arg. Martius. Flora Brasiliens. 11(2): 88. 1873 — TIPO: BRASIL. Pará: in silvis prope Pará, *C.F.P. Martius s.n.* (lectotipo, designado por Riina *et al.* en Taxon 59 (4): 1147–1160, 2010, M 0089098!).

Croton martii Müll. Arg. var. *longifolius* Müll. Arg. Martius. Flora Brasiliens. 11(2): 88. 1873 — TIPO: BRASIL. Pará: prope Pará, *C.F.P. Martius s.n.* (lectotipo, designado por Riina *et al.* en Taxon 59 (4): 1147–1160, 2010, M 0089099).

Croton mimeticus S. Moore. Transactions of the Linnean Society of London. 4: 453. 1895 — TIPO: BRASIL. Matto Grosso, Villa Maria, diciembre 1891, *S. Moore 843* (lectotipo, designado por Riina *et al.* en Taxon 59 (4): 1147–1160, 2010, BM; isotipo B destruido, F-neg. 5134).

Croton kaieteuri Jabl. Memoirs of the New York Botanical Garden. 12(3): 155. 1965 — TIPO: GUYANA. Kaieteur Plateau, along Potaro River above Kaiatuk, 10 de mayo de 1944, *B. Maguire & D.B. Fanshawe 23352* (holotipo NY; isotipos GH, S, US, VEN).

Croton monachinoensis Jabl. Memoirs of the New York Botanical Garden. 12: 157. 1965 — TIPO: VENEZUELA. Bolívar: Río Suapure, 17 enero de 1956, *J.J. Wurdack & J. Monachino 41251* (holotipo NY; isotipos GH, US, VEN).

Croton subcoriaceus Jabl. Memoirs of the New York Botanical Garden. 12(3): 156. 1965 — TIPO: VENEZUELA. Amazonas, Río Orinoco, just below the mouth of Caño Yapacana, 125 m, 17 de marzo de 1953, *J.J. Wurdack & L.S. Adderley 43028* (holotipo NY; isotipos, NY, S).

Croton bilocularis J. Murillo. Caldasia 21: 156. 1999 — TIPO: COLOMBIA. Amazonas: Quebrada el Achote, afluente del río Caquetá, frente a Peña Roja, febrero de 1992, *J. Murillo & A. Matapí 85* (holotipo COL; isotipo COAH).

Árbol monoico no mayor a 18 m de alto; hojas alternas elípticas con ápice acuminado, margen generalmente entero con coléteres; estípulas subuladas con indumento lepidoto; glándulas acropeciolas subsésiles en lado abaxial; indumento esparcido con tricomas dentados-lepidotos en lado adaxial; indumento abundante con tricomas lepidotos—subenteros en lado abaxial; sépalos valvados; sépalos de flores estaminadas lanceolados-ovados; 12–16 estambres; sépalos de flores pistiladas ovados con ápice redondeado; estilos libres bifidos; carúncula ausente, modificación en arilo cubriendo todo el lado ventral de semilla (Fig. 16).

Distribución y Hábitat— Bosques primarios o secundarios estacionalmente inundados (bajal o tahuampas), bosque húmedo tropical en llanura aluvial inundable. Distribuida a lo largo de la selva tropical de Perú, entre los 90–300 m. También distribuida en los países de Bolivia, Brasil, Ecuador, Guyana Francesa, Surinam y Venezuela (Fig. 18).

Nombres comunes— “puma caspi”, “yacurani caspi”, “metalhuayo”, “puma sachá”, “sacha sangre de grado”, “agua florida sachá”; Achual Jíbaro: “entsáya kantsá” (*W. Lewis & col. 11329; McDaniel 13565; J. Schunke 6440; F. Ayala 434; S. McDaniel & M. Rimachi 17345; M. Rimachi 3316; Torres & col. 3154; J. Revilla 602; Van der Weel s.n.; J. Ruiz 71; J. Torres 296* (USM)).

Usos— corteza usada para disentería, látex usado para llagas (*R. Riina & J. Ruiz 1493* (USM)).

Material revisado— Loreto, Prov. Alto Amazonas, Washintsa y alrededores, río Huasaga, 3°20'0"S, 76°20'0"W, 185 m, 16 de junio de 1986, *Lewis W., Elvin-Lewis M.,*

Gnerre M. & Díaz C. 11329 (USM). Prov. Loreto: Dpto. Nauta, carretera hacia el Dpto. de Iquitos, 4°29'0"S, 73°35'0"W, 150 m, 8 de diciembre de 1986, *Vásquez R. & Jaramillo N. 8486* (USM); Pampa Hermosa, río Corrientes, 3°15'0"S, 75°50'0"W, 160 m, 9 de diciembre de 1988, *Lewis W., Elvin-Lewis M. & Fast, D. 14413* (MO); Río Tigre, Cerca de 5 km al noroeste del pueblo San Antonio (o Miraflores), meandro hacia el noreste, 4°26'0"S, 74°7'0"W, 50 m, 31 de agosto de 1988, *Kalliola R., Puhakka M., Rajasilla M., Salo J. & Jormalainer B. 1136* (USM). Prov. Maynas: Cocha Sarapanga Río Marañón (Nauta), 110 m, 25 de julio de 1982, *Ayala F., Vásquez R., Criele G., Arevalo E. 3538* (AMAZ); Cocha Shubanal, 23 de marzo de 1987, *Grandez, C. 928* (AMAZ); Dpto. Indiana, quebrada de Yanayacu debajo de Bombanaje, *McDaniel S. & Rimachi M. 17345* (USM); Dpto. Napo. Alrededor de Río Santa María, a orillas del río Santa María, a 4 horas de la desembocadura, 1°10'0"S, 74°44'0"W, 100 m, 8 de mayo de 1982, *King S. 429* (AMAZ); Dpto. Indiana, Yanomono–Explorama Lodge, 3°30'0"S, 72°50'0"W, 106 m, 3 de mayo de 1987, *Vásquez R. & Jaramillo N. 9137* (AMAZ); Dpto. Iquitos, Miraflores (Quebrada Yamshiyacu), 4°15'0"S, 72°40'0"W, 200 m, 23 de febrero de 1986, *Vásquez R. & Jaramillo N. 7213* (AMAZ); Mishana, río arriba hacia la Cocha de Yarana, por la rivera del río Nanay, 30 de diciembre de 1987, *Ayala F. 5979* (AMAZ); Quebrada Sucusari, afluente izquierdo del Río Napo, explor Napo camp. ribera de la quebrada Sucusari, 3°20'0"S, 72°55'0"W, 130 m, 20 de febrero de 1989, *Vasquez R. & Jaramillo N. 11734* (USM); Recreo, río Maniti, noreste de Iquitos, 3°42'0"S, 72°50'0"W, 115 m, 21 de diciembre de 1980, *Vasquez R. & Jaramillo N. 1069* (USM); Río Yaguas Yacu, afluente del río Ampiyacu, abajo del pueblo Borro Indian de Brilla Nueva, 7 de noviembre de 1977, *Gentry A. & Revilla J. 20370* (USM); Río Mishana Nanay, a la mitad del camino entre Iquitos y Santa María de Nanay, 3°50'0"S, 73°30'0"W, 130 m, 28 de febrero de 1979, *Gentry A. & Aronson J. 25189* (USM); Exploración cerca a Indiana, , 3°30'0"S, 73°30'0"W, 130 m, 13 de febrero de 1989, *Gentry A., Vasquez R. & Jaramillo N. 6573* (USM); Río Nanay, entre Moronacocha y boca del río, cerca a Iquitos, 3°40'0"S, 73°15'0"W, 120 m, 20 de julio de 1980, *Gentry A., Vasquez R. Andrade E., Horna M. & Stern P. 28806* (USM); Santa María de Nanay, 100 m, 8 de julio de 1978, *Ayala F. 1529* (AMAZ); Yanomo, Campamento de Turismo Explorama, 3°28'0"S, 72°48'0"W, 120 m, 19 de febrero de 1981, *Gentry A., Vasquez R., Young K., Libenson S., Olson M. & Jaramillo N. 31501* (USM). **Madre de Dios**, Prov. Manu: estación biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, parcela de árboles, 11°52'0"S, 71°22'0"W, 400 m, 5 de agosto de 1983, *Gentry A. 43386* (USM); Parque Nacional Manu, río Manu, primera curva debajo del río Sotileja, 11°40'0"S, 71°52'0"W, 400–500 m, 5 de agosto de 1983, *Foster R., D'Achille F. & De la Cruz A. 11858* (USM). **Pasco**, Prov. Oxapampa, Dpto. Palcazú, Parque Nacional Yanachaga Chemillén, estación biológica Paujil, camino hacia el mirador, 10°21'15"S, 75°17'6"W, 986 m, 27 de agosto de 2012, *Valenzuela L., Villalba M., Flores J., Cruz E. & Bautista A.*

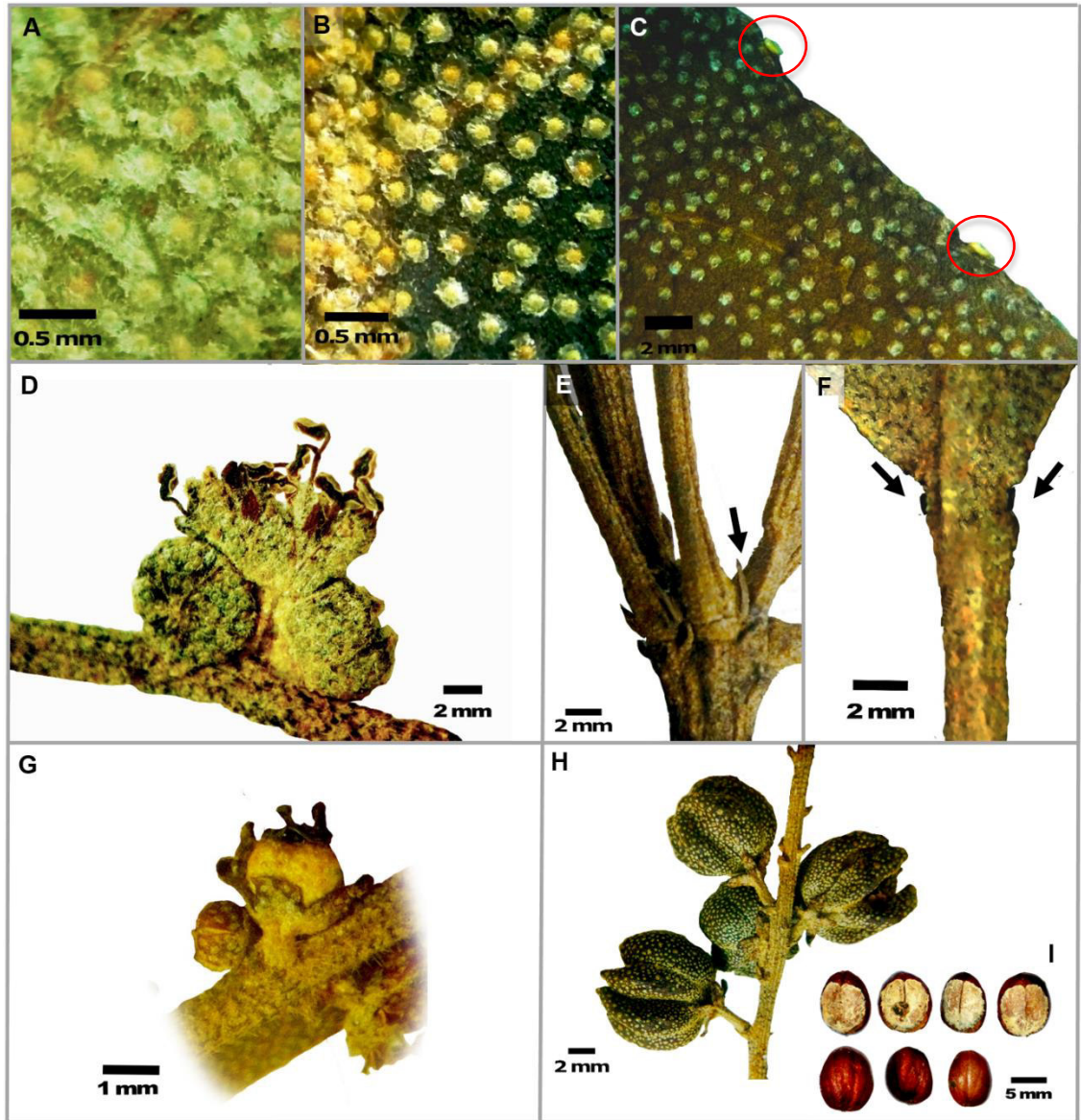


Figura 16. *Croton cuneatus*. A. Tricomas lepidotos en cara abaxial. B. Tricomas lepidotos en cara adaxial. C. Presencia de nectarios en el margen de la rodeados por círculos. D. Flores estaminadas. E. Estípulas señaladas por flecha. F. Glándulas acropeciolas señaladas por flechas. G. Flores pistiladas. H. Infrutescencia I. Semillas eucarunculadas con arilos cubriendo toda la cara ventral. Fuente: A, C: *Peters 012*, B, G: *Sidney 17345*, D: *Aguilar 462*, E: *Plowman 658*, F: *Prance 24647*.

vii. *Croton tessmannii* Mansf.

Croton tessmannii Mansf., Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem. 9:264. 1925. — TIPO: PERÚ, Loreto, río Ucayali, Yarina Cocha, 150 m, 20 de noviembre de 1923, *G. Tessmann 3438* (holotipo B, destruido; lectotipo, designado por Riina *et al.* en Taxon 59 (4): 1147–1160, 2010, G; isolectotipos NY, S). Perú. Loreto: upper Ucayali, Cumaria, s.d., *G. Tessmann 3434* (paratipos B, destruido, F-neg. 5186, F, NY).

Árbol monoico, hasta 10 m; hojas alternas elípticas de margen generalmente aserrado con coléteres ovoides, estípulas subuladas, aciculares, de tricomas lepidotos; glándulas acropetiolares sésiles presentes en lado abaxial; indumento esparcido de tricomas dentados–lepidotos, porrectos en lado abaxial; indumento escaso de tricomas lepidotos porrectos en lado adaxial; sépalos valvados, ovados en flores estaminadas y pistiladas; presenta pétalos reducidos en flores pistiladas; 15 estambres; estilos bifidos libres; modificación de carúncula en arilo cubriendo la parte superior del lado ventral de la semilla (Fig. 16).

Distribución y Hábitat— Bosques de tierra firme e inundables estacionalmente, bosque de tierras altas en suelo laterítico. Distribuida en Loreto y Ucayali entre los 90 y 250 m (Fig. 18). También distribuidas en Bolivia, Brasil y Ecuador.

Material revisado— **Loreto.** Prov. Coronel Portillo, Bosque Nacional Von Humboldt, 86 Km al oeste de Pucallpa, 250 m, 8 de marzo de 1979, *Gentry A., Schunke J. & Aronson J. 25477* (USM); 80 Km aproximadamente al sureste de Pucallpa, cuencia del río Shesha, 150–200 m, 20 de enero del 2001, *Roque J. 2373* (USM); Prov. Maynas, Iquitos, caserío Nueva Jerusalén, isla Iquitos, 3°45'0"S, 73°15'0"W, 106 msnm, 11 de enero de 1989, *Vasquez R. & Jaramillo N. 11509* (USM). **Ucayali.** Prov. Pucallpa, río Ucayali, alrededor de 100 Km al noroeste de Pucallpa, y 200 Km al Sur de Contama, opuesto al pueblo Monteblanco, 10 Km del río Pisqui, 7°32'0"S, 75°0'0"W, 135 m, 2 de setiembre de 1987, *R. M. Kalliola, M. Puhakka, J. Rajasilla, H. Salo, Tuomisto & K. Ruokolainen 421* (USM).

Comentarios— Muchos especímenes de *C. tessmannii* han sido identificados erróneamente como *C. pachypodus* en los herbarios. Pero estas especies son muy diferentes en su morfología, sobre todo por la gran diferencia del tamaño de sus frutos

(*C. pachypodus* tiene los frutos de *Croton* de mayor tamaño en el Neotrópico). Ver Riina *et al.* (2011) donde se aclaran los detalles de esta confusión.

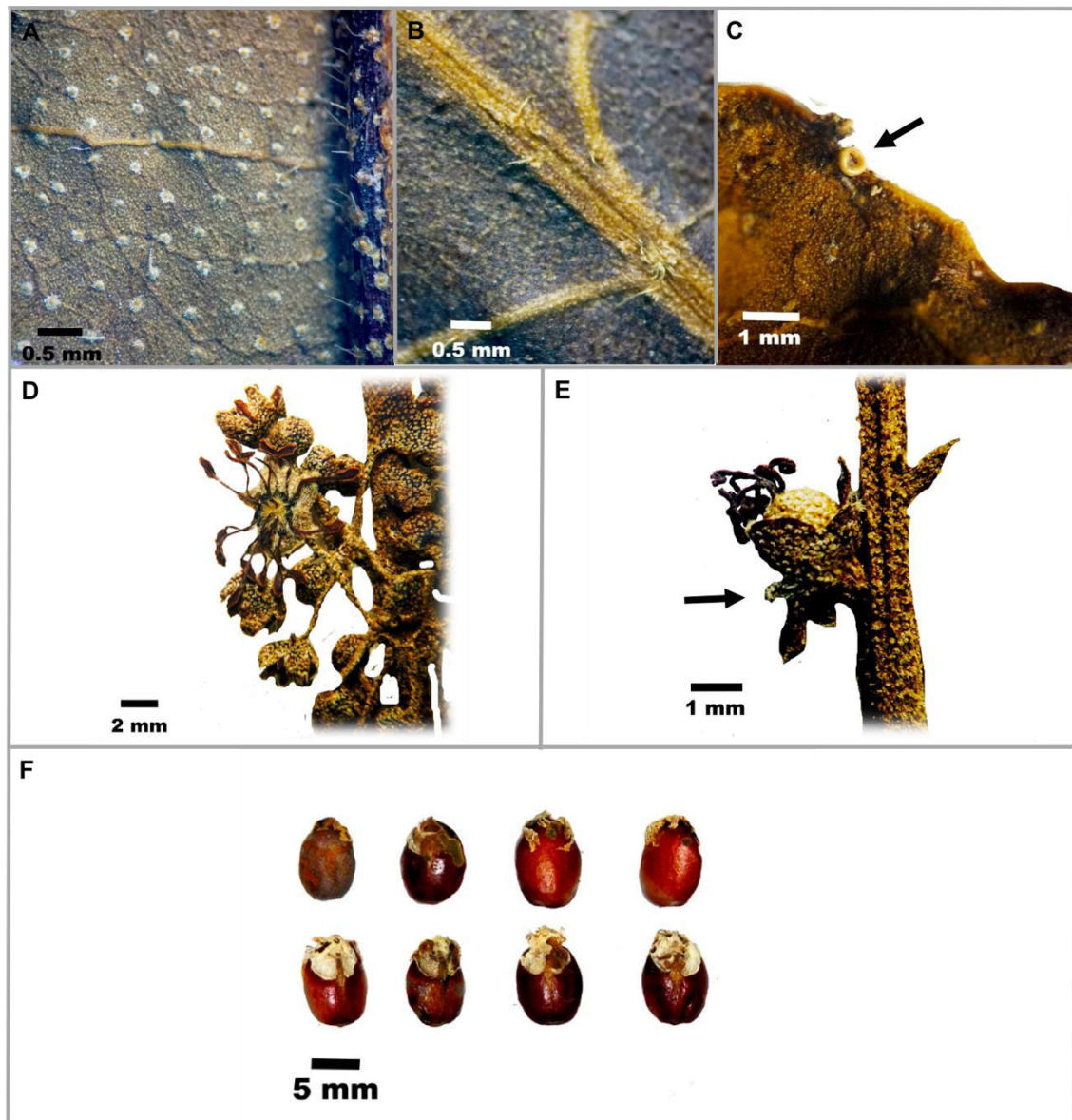


Figura 17. *Croton tessmannii* A. Tricomas lepidotos, algunos con radio porrecto, en cara abaxial. B. Tricomas simples en cara adaxial. C. Presencia de glándula nectarífera en el margen de la hoja señalada por flecha y el coléter a su izquierda. D. Flores estaminadas. E. Flores pistiladas con presencia de pétalos reducidos señaladas por flecha. F. Semillas eucarunculadas con arilos cubriendo toda la cara ventral. Fuente: A, C: Peters 012, B: Sidney 17345, D: Aguilar 462, E: Plowman 658, F: Prance 24647.

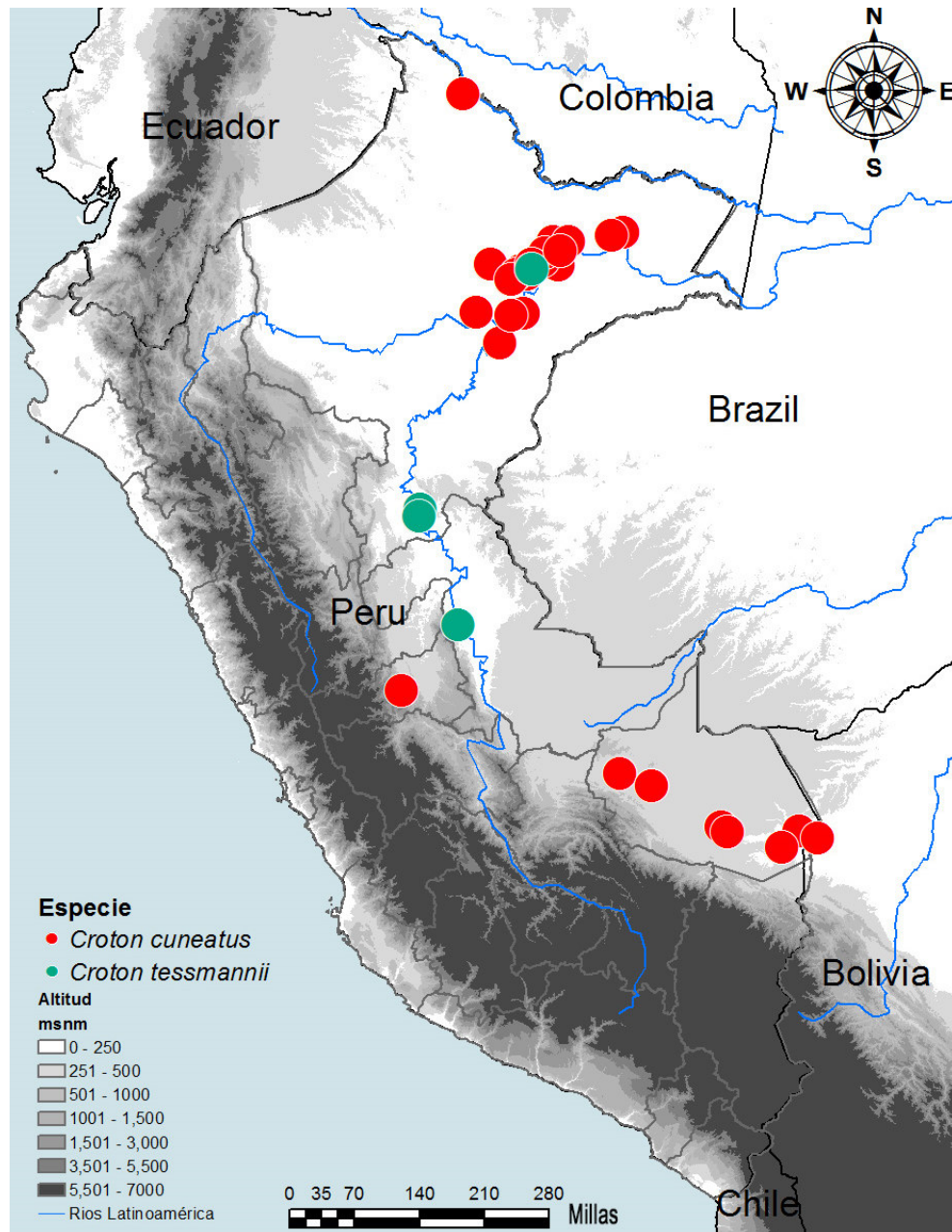


Figura 18. Distribución en el Perú de las especies *Croton cuneatus* y *C. tessmannii* pertenecientes a la sección *Cuneati*.

5.2.1.4. Sección *Cyclostigma*

viii. *Croton amentiformis* Riina

Croton amentiformis Riina, Webbia: Journal of Plant Taxonomy and Geography. 70 (1): 187-192. 2015. —TIPO: ECUADOR. Loja, Cerro Célica, Célica-Guachanamá, Hm 2.7, 04°05'46"S, 79°56'45"W, 2250 msnm, 12 de abril de 1994, *P. Jorgensen, C. Ulloa, H. Vargas & G. Abendaño 97* (holotipo QCA; isotipos LOJA, MA, MICH, MO, QCNE).

Árbol de 6–12 metros, con látex claro a ligeramente anaranjado a rojo; estípulas intrapeciolas, subuladas, de 5.6–10.2 mm de longitud, tricomas estrellados a multirradiados, con mayor presencia en la base, esparcido; peciolo de 3.3–7.4 cm de longitud, con tricomas fasciculados de 0.1–0.24 mm de longitud, abundante indumento en ramas jóvenes; hojas alternas espiraladas, con margen dentado a aserrado–denticulado, ovadas–acordadas, ápice agudo, base redondeada a cordada, tricomas estrellados a fasciculados en cara adaxial y abaxial, indumento más denso en cara abaxial; venación braquidódroma suprabasal con tricomas estrellados en venas principales y secundarias; 3–5 nectarios extraflorales, basilaminares, de superficie cóncava a pateliforme, con estípite de 1–1.9 mm de longitud, ubicado en la cara abaxial y adaxial, tricomas multirradiados; flores pistiladas con pétalos de 3.3–4.9 x 1.1–1.9 mm, presencia de columela de 5–6.2 mm de longitud, con presencia de tres (3) protuberancias (Fig. 19).

Distribución y Hábitat— Bosques de galería montano. Distribuida en los departamentos de Piura y San Martín con una amplia distribución altitudinal (400–2750 msnm). También distribuida en Ecuador (*Jorgensen & col. 97* (MA)).

Nombre común— “palo blanco” (*Raimondi 1359* (USM)).

Material revisado— **Piura**, Morropón, Chalaco, carretera hacia Las Pircas, 2200–2750 m, 17 de octubre de 1988, *C. Díaz y R. Vásquez 2984* (USM); Morropón, Pueblo de Chalaco, octubre 1888, *A. Raimondi 1359* (USM).

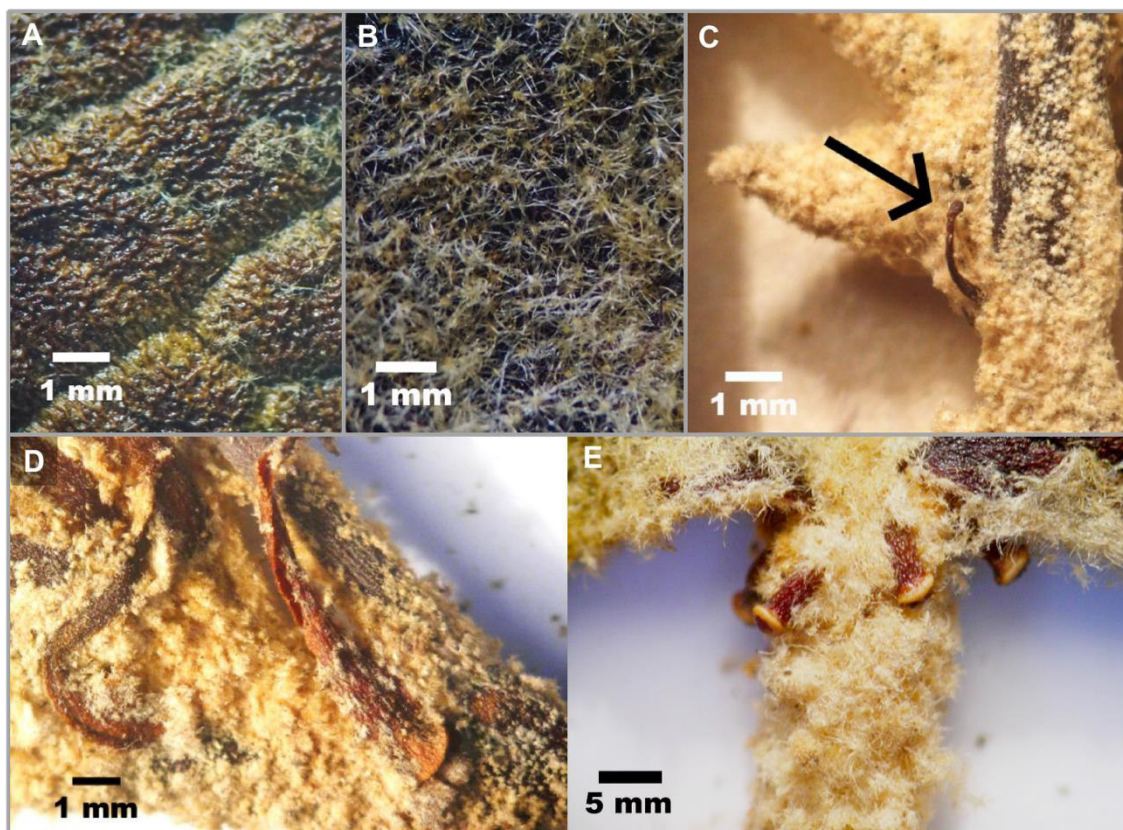


Figura 19. *Croton amentiformis*. A. Detalle de cara adaxial. B. Detalle de los tricomas presentes en cara abaxial. C. Glándulas en base de las ramas señalados por una flecha. D. Detalle de la estípula con presencia de tricomas estrellados esparcidos. E. Glándulas peciolares/basilaminares. Fuente: A-E: Díaz 2984. Puente: M. Ore y R. Riina.

ix. *Croton beckii* Riina & Feio

Croton beckii Riina & Feio, Systematics Botany 43(1): 212-220. 2018. — TIPO: BOLIVIA. Dpto. La Paz, Prov. Sud Yungas, Centro Lavi, arriba de Irupana, 2300 m, 19 de agosto 1996, S. G. Beck 22759 (holotipo LPB; isotipos MA, MO, WIS).

Árbol monoico, mayor a 15 m de alto; ramas jóvenes con un indumento denso de tricomas estrellados-porrectos y fasciculados; hojas alternas, ovadas-lanceoladas, base redondeada a ligeramente truncada, ápice agudo, margen ligeramente denticulado con pequeños coléteres ovoides en los dientes; estípulas lineares-subuladas, persistentes, con un indumento denso de tricomas sésiles estrellados; 2 nectarios extraflorales, acropeciulares, sésiles a estipitados, pateliformes, incurvados hacia la cara abaxial; inflorescencias de 8–10 cm de longitud, axilares y terminales, erectas, címulas proximales con 2–3 flores pistiladas, címulas distales con flores estaminadas espaciadas a lo largo del eje; flores estaminadas de sépalos ovados con ápice acuminado, valvados, superficie adaxial glabra con pequeños tricomas simples en la base, superficie abaxial con un indumento denso de tricomas estrellados, margen piloso; pétalos oblongos-lanceolados, ápice agudo, margen piloso; receptáculo densamente piloso; 27–34 estambres; flores pistiladas sésiles a subsésiles; sépalos parcialmente fusionados en la base, superficie abaxial con indumento denso de tricomas estrellados-lepidotos, estipitados a sésiles, superficie adaxial glabra; 3 estilos, bífidos, con tricomas estrellados en la base (Fig. 20).

Distribución y Hábitat— Bosque montano al este de los Andes. Conocida en dos áreas disjuntas en Perú y Bolivia colectada entre los 900–2300 m (Fig. 21).

Fenología— Colectada en flores en mayo y agosto.

Material revisado— **Pasco**, Pozuzo, Río Negro, a lo largo de la quebrada del río Negro, 10°04'18"S, 75°34'14"W, 906 m, 1 May 2015, G. Gerlach s.n. (MA).



Figura 20. *Croton beckii*. A. Imagen del holotipo mostrando una rama fértil. B. Detalle de la inflorescencia. C. Parte apical de la rama mostrando las estípulas. D. Tricomas del lado adaxial de la hoja. E. Tricomas del lado abaxial de la hoja. F. Nectarios extraflorales acropetiolares dispuestos hacia el lado abaxial. G. Detalle de la flor estaminada y yemas de flores estaminadas. H. Parte de la inflorescencia mostrando las flores estaminadas. Fuente Feio *et al.* 2018; H: Cortesía de G. Gerlach (Gerlach s.n.); A–G: Beck 22759.

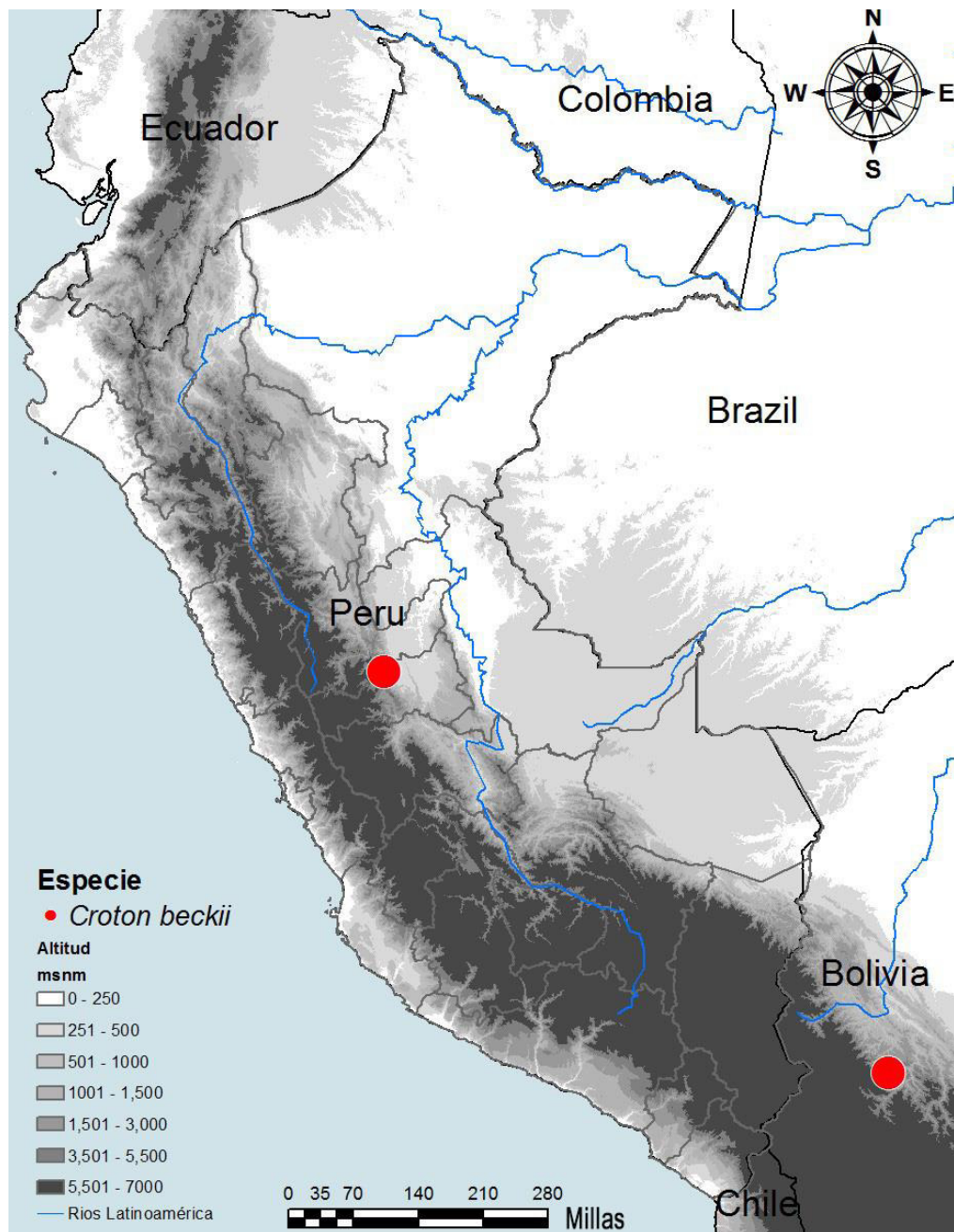


Figura 21. Distribución de la especie *C. beckii* en Perú y Bolivia.

x. *Croton camposii* Riina & Ore-Rengifo

Croton camposii Riina & Ore-Rengifo. Systematics Botany 43(1): 212-220. 2018. —

TIPO: SAN MARTÍN. Rioja a Pedro Ruiz, borde con Amazonas, 1800 m, 4 de diciembre del 2003, *T. D. Pennington, R. T. Pennington & A. Daza 17644* (holotipo E; isotipo MOL).

Árbol monoico, cerca de 8 m de alto; ramas jóvenes con indumento denso, tricomas fasciculados a rosulados, a veces con radio porrecto; hojas alternas; ovadas, base cordada, ápice agudo a acuminado, margen entero con coléteres ovoides pequeños hacia la base; estípulas subuladas, densamente cubiertos con tricomas porrectos fasciculados o rosulados, coléteres diminutos a lo largo del margen y puntas; 6–8 nectarios extraflorales, basilaminares, pateliformes, estipitados a sésiles, mayormente en la cara abaxial, venación braquidódroma, superficie adaxial con tricomas fasciculados y rosulados esparcidos, venas primarias y secundarias elevadas y densamente cubiertas con tricomas arrosetados en ambas superficies; inflorescencias de 15–30 cm de longitud, terminales, erectas; címulas proximales bisexuales, címulas distales unisexuales (estaminadas), flores estaminadas regularmente espaciadas a lo largo del eje costado, con indumento denso de tricomas fasciculados a rosulados; flores estaminadas de sépalos valvados, ovados, superficie abaxial y adaxial con tricomas fasciculados y rosulados; pétalos de ápice ovado a acuminado, valvados, superficie adaxial y abaxial con abundante tricomas pilosos a lo largo del margen; receptáculo densamente piloso; 34–38 estambres, filamentos pilosos en la base; flores pistiladas densamente cubiertas con tricomas fasciculados a rosulados; sépalos cuneados, valvados, superficie abaxial con tricomas densos arrosetados, a veces con rayos porrectos, ápice agudo; ovario densamente cubierto con tricomas fasciculados y arrosetados, 3 estilos, doblemente bífidos (12 puntas), con pocos tricomas fasciculados en la base (Fig. 22).

Distribución y Hábitat— Bosque montano de montaña enano y bosques secundarios, a veces en suelos rocosos de canto rodado al borde de ríos, en los departamentos de Amazonas y Junín, entre los 1800–2200 m de altitud (Fig. 23).

Fenología— Esta especie ha sido colectada con flores y frutos entre mayo y diciembre.

Material revisado— **Amazonas**, Prov. Rodríguez de Mendoza, Sector Vista Alegre, casa al lado de carretera, 05°40'12"S, 77°45'21"W, 1820 m, 19 de mayo del 2004, *R. Riina & J. Campos 1463* (MA, MICH, USM); Prov. Utcubamba, Dtto. Bagua, Poblado "Alto Perú", 05°55'39"S, 78°27'15"W, 2171 m, 02 de junio del 2017, *L. Santa 3552* (MA). **Junín**, Prov. Satipo, Dtto. Pampa Hermosa, ciudad Mariposa, 11°30'23"S, 74°48'38"W, 1974m, 10 de octubre del 2018, *M. Ore & S. Riva 335* (USM).



Figura 22. *Croton camposii*. A. Imagen del isotipo (E) mostrando las ramas fértiles. B. Individuo adulto en su hábitat natural. C. Parte apical de una rama mostrando las estípulas, hojas jóvenes y ápice del tallo. D. Ramas mostrando disposición de hojas e inflorescencias. E. Nectarios extraflorales basilaminares mayormente en lado abaxial. F. Detalle de flores estaminadas. G. Parte de la inflorescencia de una rama mostrando las cimas de flores pistiladas y yemas de flores estaminadas. Fuente: Feio *et al.* 2018. A, E: Pennington *et al.* 17644; B–D, F–G: Riina & Campos 1463.

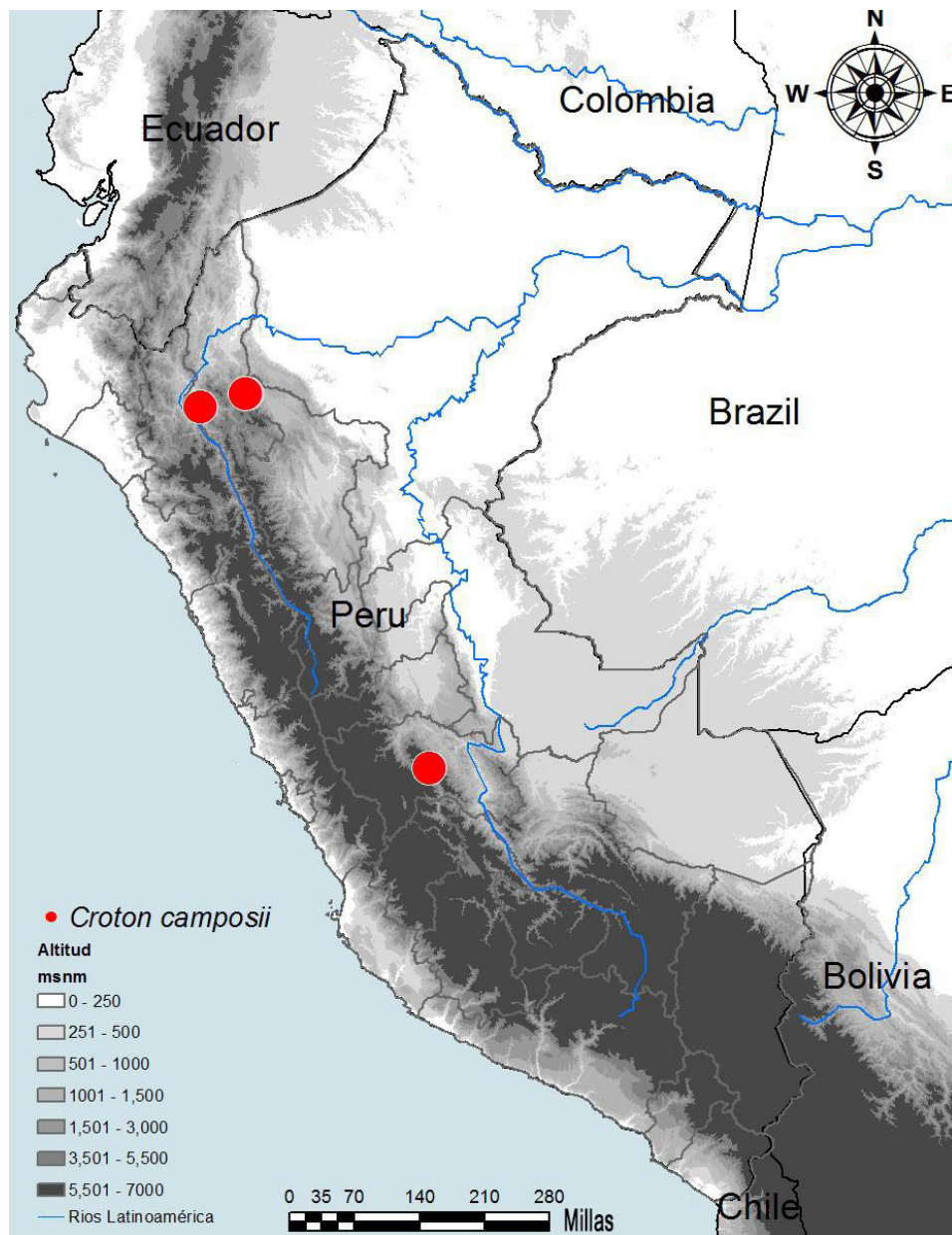


Figura 23. Distribución de la especie *C. camposii* (secc. *Cyclostigma*) en el Perú.

xi. *Croton charaguensis* Standl

Croton charaguensis Standl. Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 22(1): 35. 1940 — TIPO: BOLIVIA. Santa Cruz, Prov. Cordillera, Quebrada de Charagua, 850 m, agosto de 1934, *Martín Cárdenas 2779* (holotipo F; isotipos GH, LIL, G).

Árbol de hasta 15 m; hojas alternas cordadas, margen serrulado, coléteres ovoides; estípulas foliosas con numerosas puntas; 2 glándulas acropeciolas en lado abaxial y numerosas (hasta 12) basilaminares en lado adaxial; indumento lanoso abundante con tricomas fasciculados (7 a 8 radios) en ambos lados de la hojas, inflorescencias terminales cortas (hasta 10 cm); címulas unisexuales con flores pistiladas en la base y flores estaminadas en la parte distal; sépalos valvados, sépalos de flores pistiladas oblanceolados con ápice agudo; 25–29 estambres, estilos muy cortos, bífidos, a veces doblemente bífidos, ensanchados en la base; fruto subgloboso, semillas truncadas ovaladas, marrón claro, con carúncula trapezoidal presente en las semillas (Fig. 24).

Distribución y Hábitat— Selva tropical, sobre suelo arcilloso arenoso. Distribuida en los departamentos de Ucayali, Junín y Pasco con un amplio rango altitudinal que va desde los 500 a 1050 m. Distribuida también en Bolivia.

Nombre común— “sangre de grado” (Lucca and Zalles 1992).

Material revisado— **Apurímac**, arriba de la encuesta del Río Pasaje en camino a Huacatay, 13°27'12"S, 73°11'51"W, 8 de abril del 2012, *Dexter 6628* (MA); 13°27'12"S, 73°11'51"W, 8 de abril del 2012, *Dexter 6637* (MA). **Junín**, Río Ené, 12° S, 74° W, 460 m, *M. Donsky 1981* (USM).

Comentarios— Las colecciones de Perú identificadas como *C. charaguensis* (Donsky 1981, *Dexter 6628* y *Dexter 6637* (representadas por *Croton* sp. o V D6637, en clado B, filogenia de ITS) son dudosas todavía en su determinación, aunque la morfología apunta a similitudes con el tipo de *C. charaguensis* (Bolivia), la secuencia de ITS (D6637) no resulta en el mismo clado de *C. charaguensis* de Bolivia (clado D). Se necesitaría volver a extraer y secuenciar una muestra independiente de Perú para descartar alguna

contaminación del ADN extraído. Por el momento, incluimos estas dos colecciones tentativamente como *C. charaguensis* basándose en la morfología.

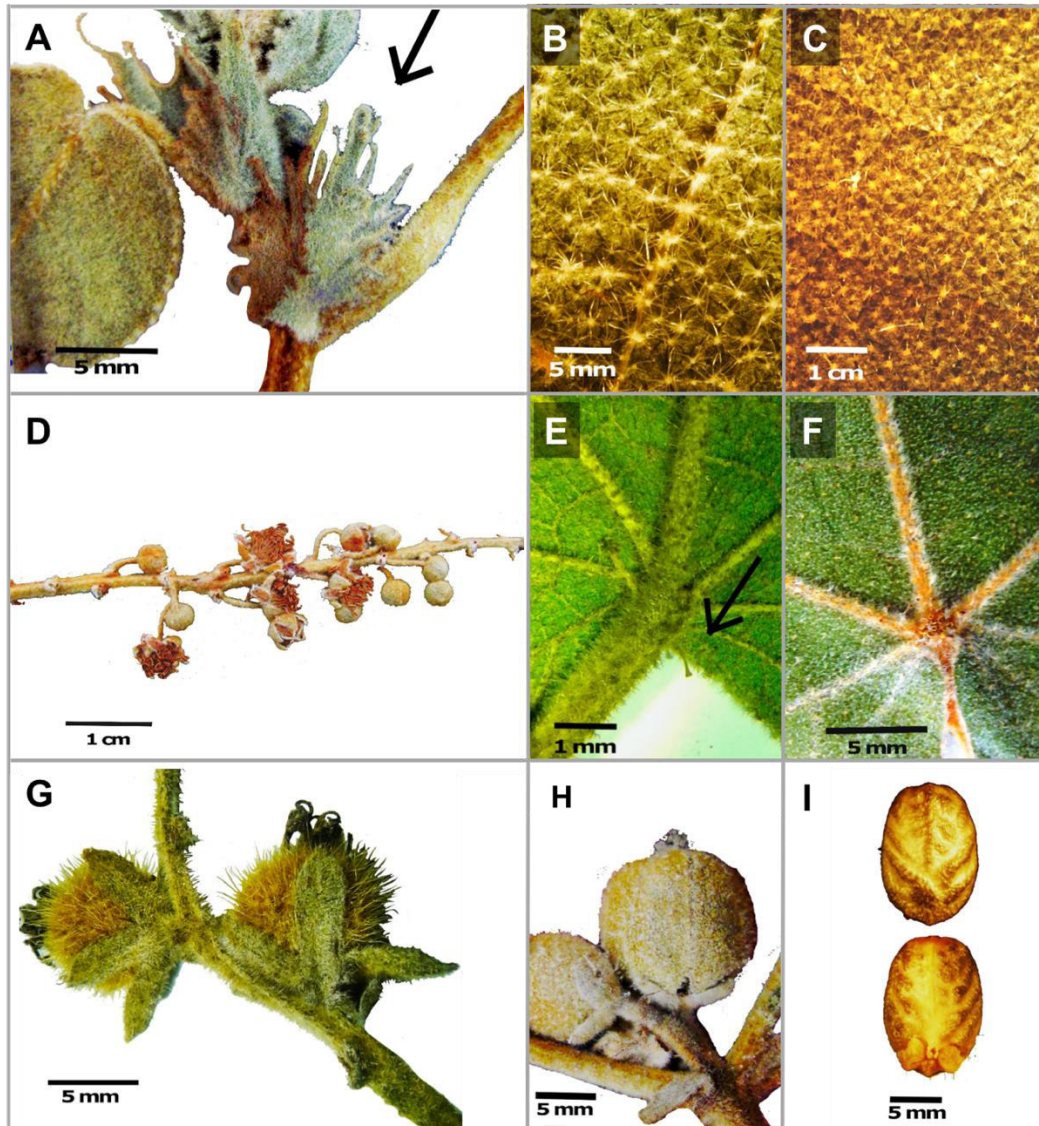


Figura 24. *Croton* aff. *charaguensis*. A. Imagen de la estípula ramificada. B. Tricomas de cara abaxial. C. Tricomas de cara adaxial. D. Inflorescencia masculina mostrando las flores estaminadas. E. Glándulas estipitadas en cara abaxial. F. Glándulas basilaminares sentadas. G. Flores pistiladas. H. Frutos. I. Semillas. Fotos: A, E-H: Dexter 6628; B-C, I: Nee 47857; D: Dexter 6637.

xii. *Croton erythrochilus* Müll. Arg.

Croton erythrochilus Müll Arg. Linnae 34(1): 93. 1865. — TIPO: PERÚ. *Ruiz & Pavon sn* (lectotipo B, designado por Macbride en *Flora of Peru* 13: 71, 1951; isolectotipo BR).

Árbol monoico que llega a los 25 metros de altura con copas muy globosas; rápido crecimiento, puede llegar a medir entre 10–15 metros en 3 años; ramas jóvenes con indumento denso de tricomas planos rosulados a fasciculados, las más adultas con indumento esparcido de tricomas estrellados a fasciculados; látex rojo; hojas alternas, acorazonadas, margen dentado a entero, ápice acuminado a cuspidado, con base cordada; presencia de coléteres esparcidos en el margen; tricomas rosulados con el umbo prominente, rosulados–porrectos, o multirradiados en la cara adaxial; tricomas rosulados con umbo prominente y multirradiados en cara abaxial, indumento esparcido en ambas caras; venación palmada actinodódroma perfecta reticulada con tricomas multirradiados y plano-rosulado en venas principales; 2 glándulas acropetiolares dispuestas en la parte abaxial y adaxial, 3–4 glándulas basilaminares en cara adaxial, convexas, sésiles; peciolo de 6–18 cm de longitud, con indumento denso de tricomas planos rosulados a fasciculados; estípulas intrapeciolares, subulados-aciculares, de margen entero, se oscurecen cuando secan; densamente cubierto con tricomas rosulados, con umbo prominente en ramas adultas que pueden llegar a ser porrectos; inflorescencias que pueden llegar a 30 cm de longitud, terminales, péndulas, címulas proximales y distales bisexuales, flores pistiladas regularmente espaciadas a lo largo del eje costado, con indumento más o menos denso de tricomas densos-rosulados; brácteas triangulares; flores estaminadas con pedicelos de 2.7–5.5 mm de longitud; sépalos (0.7)1.1–2.0(2.9) x 0.9–1.1 mm, pétalos 1.2–1.8 x 0.4–0.6 mm de longitud, ápice agudo, con abundante tricomas pilosos a lo largo del margen; receptáculo densamente piloso con la presencia de glándulas anaranjadas (generalmente dos por sépalo); 14–16 estambres, filamentos dorsales de 2.1–3.7 mm de longitud, piloso, anteras 0.7–0.9 x 0.3–0.7 mm (más delgadas cuando son maduras); flores pistiladas con pedicelos muy

cortos, indumento denso; 5 pétalos reducidos a la tercera parte de longitud de sépalos, con tricomas pilosos entre cada lóbulo que se endurecen cuando se forma fruto; sépalos lanceolados, valvados, ápice agudo, con 3 venas principales notorias en cara interna, superficie abaxial con indumento denso de tricomas rosulados; ovario densamente cubierto (Fig. 25).

Distribución y Hábitat— Bosque tropical secundario o bosque tropical seco. Distribuida generalmente en zonas perturbadas al borde de carreteras o ríos en Huánuco, Junín, Pasco, San Martín y Ucayali entre los 700 a 1800 m (Figura 26). También distribuida en Ecuador y noroeste de Bolivia (Fig. 26).

Nombres comunes— “sangre de grado”, “omon”, “sangre de grado”, “irarique”, “yaawaa ujushnum”, Huambisa: “urushnum”, Aguaruna: “ojoshnum”, Achual Jívaro: “uruchnumi” (*C. Castañel* & col. 794; *E. Gudiño* & col. 1573; *E. Meza* 834, 839, 840, 1008, 1203, 1021, 1022, 1201, 1202, 1222, 1234, 1239; *E. Pérez* 01, 02; *E. Vasquez* 185; *Perez s.n.*; *G. Odonne* 564; *J. Sanz & Campos de la Cruz* 440; *R. Ferreyra* 19358, 10204, 4187, 20061; *S. Espinoza* & col. 771, 777, 781, 785, 797, 1584; *S. McDaniel* 13936; *Tamaki s.n.*; *Vigo* 14686; *Woytkowski* 5020, 5501; *W. Lewis* & col. 12139; *Y. Quinteros* 676 (USM)).

Usos e importancia económica— Medicinal: Exudación roja de la corteza mezclada con aguardiente para regularización de periodo menstrual; látex usado como cicatrizante para cortes (*Arnason et al.* 1995), abrasiones, detención de hemorragias y úlceras; savia usada para dolores estomacales. Hojas tomadas en infusión en casos de gripe, tos y bronquitis (datos obtenidos de información de herbarios: *Gutierrez* 115, 5128; *Knapp* 7255; *Lewis* & col. 11146, 11509; *Ferreyra* 4439; *Quinteros* 676 (CUZ, HOXA, MOL, USM)); citotóxico; anticancerígeno (*Montegelli* 1995). Alimento: en EEUU es considerado como una dieta suplementaria (*Jones*, 2003) Construcción: La madera es usada para construcción de casas (información propia).

Material revisado morfotipo 1 (típico)— **Amazonas:** Prov. Condorcanqui, Dpto. Nieva, Bajo Cahicaco, Río Nieva, 4°35'35.5"S, 77°51'59.9"W, 270 m, 3 de octubre del 2007, *K. Jerniga* 302 (USM); CCNN Jereza/Nueva Esperanza, 220 m, 17 de diciembre de 1992, *E. Meza* 1012 (USM); CCNN San Rafael, 5°5'33"S, 78°21'27"W, 200 m, 17 de

diciembre de 1992, *E. Meza 1030* (USM); CCNN Belén, 180m, 15 de diciembre de 1992, *E. Meza 1007* (USM); CCNN Yutupis, 4°3'30"S, 77°45'26"W, 180m, *E. Meza 1008* (USM); CCNN Huabal, 180m, 16 de diciembre de 1992, *E. Meza 1009* (USM). **Cajamarca:** Prov. Jaén, Dtto. Alfonso Ugarte, 1400m, 29 de junio de 2005, *N. Boucherie 40* (USM); Prov. San Ignacio, Selva Andina, 5°0'43"S, 78°54'9"W, 1500m, 15 de julio de 1999, *S. Flores & L. Campos 84* (USM); Dtto. San José de Lourdes, 2200, 1 de noviembre de 1995, *E. Rodríguez 714* (USM). **Huánuco:** Prov. Huánuco, Dtto. Chinchao, *Ruiz & Pavón* (MA), Dtto. Leoncio Prado, Cerca de Puerto Nuevo, al N. de Tingo María, 650m, 22 de enero de 1962, *E. Pérez sn* (USM); Km 188, carretera Huánuco – Pucallpa, 1400m, 17 de julio de 1961, *A. Gutiérrez 1* (USM); Prov. Pachitea, Puerto Inca, 74°58'0"W, 9°18'0"S, 250-300 m, 15 de setiembre de 1982, *R. Foster 8806* (USM); Dtto. Tingo María, 3 a 5 km de Huánuco en carretera Tingo María – Monzón, 9°20'1.9"S, 75°59'20"W, 12 de julio de 1959, *M. Mathias & D. Taylor 3654* (USM). **Huánuco,** Prov. Huánuco, Puerto Nuevo, cerca a Tingo María, 600–500 m, 23 de setiembre de 1954, *R. Ferreyra 10204* (USM); Leoncio Prado, cerca de Puerto Nuevo, al N. de Tingo María 600–650 m, 22 de enero de 1962, *E. Pérez sn* (USM). **Junín,** Prov. Tarma, debajo de Huacapistana, cerca al puente a 1 1/2 Km, 11°14'14.4"S, 75°31'5.3"W, 1700–1800 m, 2 de setiembre de 1995, *R. Ferreyra 11191* (USM). **San Martín,** Prov. Chazuta, Lluçanayacu, 600 m, 26 de mayo del 2005, *J. Sanz, & J. Campos de la Cruz 4348* (USM); Chazuta, 400 m, 23 de mayo del 2005, *J. Sanz, & J. Campos de la Cruz 337* (USM); Prov. Rioja, Dtto. Awajum, Comunidad Nativa Bajo Naranjillo, 900 m, 22 de junio de 1994, *E. Meza 1224* (USM); Prov. San Martín, fundo 2 de mayo, entre tunel y pongo Km 29, carretera, Tarapoto, Yurimaguas, 800–900 m, 18 de abril de 1984, *R. Ferreyra & C. Díaz 20061* (USM); Santa Rosa de Chipaota, 230 m, 30 de junio de 1994, *E. Meza 1232* (USM); Prov. Tocache, Dtto. Tocache, carretera Juanjuí-Tocache, borde de las carreteras, 8°13'45"S, 76°33'16"W, 500 m, 31 de marzo del 2017, *M. Ore & A. Torres 046* (USM); carretera Juanjuí-Tocache, entre Culebra-Jorge Chávez, ruta SM-111, 8°18'38"S, 76°33'34"W, 497 m, 31 de mayo del 2017, *M. Ore & A. Torres 041* (USM). **Ucayali,** Prov. Coronel Portillo, Dtto. San Alejandro, localidad San Alejandro, 310 m, 12 de setiembre de 1986, *E. Vasquez 185* (AMAZ).

Material revisado morfotipo 2— Cusco. Prov. Paucartambo, Dtto. Kosñipata, Pillcopata, hospedaje Gallito de las rocas, 12°54'42"S, 71°24'16"W, 550 m, 13 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 153* (USM); Prov. Quispicanchi, Dtto. Camantí, carretera Challabamba - Pillcopata., 13°1'38"S, 71°29'52"W, 1058 m, 14 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 162* (USM); carretera Quincemil - Mazuko, 13°11'4"S, 70°37'35"W, 485 m, 15 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 171* (USM); antes del puente Capire, 13°20'51"S, 70°52'17"W, 937 m, 16 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 184* (USM). **Madre de Dios.** Prov. Tambopata, Dtto. Inambari, carretera Interoceánica Sur, cerca a comisaría Mazuko, 13°06'1"S, 70°21'60"W, 349 m, 16 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 181* (USM). **Pasco.** Prov. Oxapampa, Dtto. Villa Rica, camino hacia el punto geodésico, 10°35'13"S, 75°06'18"W, 650 m, 16 de setiembre del 2018, *M. Ore, M. Arakaki & S. Castillo 223* (USM); 10°42'15"S, 75°8'20"W, 1169 m, 16 de setiembre del 2018, *M. Ore, M. Arakaki & S. Castillo 224* (USM). **San Martín.** Prov. Moyobamba, Dtto. Moyobamba, carretera Moyobamba-Yantaló. Km 101, 5°58'2"S, 77°3'52"W, 830 m, 02 de junio del 2017, *M. Ore & A. Torres 073* (USM); Prov. Rioja, entre Nueva Cajamarca y Naranjos, orilla de la carretera, 5°53'36"S, 77°19'52"W, 880 m, 19 de mayo del 2004, *R. Riina & J. Campos 1459* (USM); Prov. Tocache, Dtto. Tocache, carretera Fernando

Belaunde Terry hacia centro poblado Nuevo Bambamarca, 8°11'20"S, 76°35'21"W, 555 m, 01 de junio del 2007, *M. Ore & A. Torres 069* (USM).

Comentarios— El morfotipo 1 corresponde a individuos que son muy similares al tipo de *C. erythrochilus* y el morfotipo 2 a individuos que presentan una estípula con presencia de tricomas (estrellados) y frutos pequeños glabros o escasamente con tricomas, lo cual las diferencia ligeramente de los caracteres típicos. Por el momento estos especímenes son considerados dentro de la especie *C. erythrochilus* hasta futuras aclaraciones.



Figura 25. *Croton erythrochilus*. A. Imagen del árbol mostrando la copa con las inflorescencias péndulas. B. Tricomas de cara abaxial. C. Tricomas de cara adaxial. D. Estípulas desnudas en el ápice de la rama. E. Inflorescencia masculina mostrando flores estaminadas. F. Glándulas basilaminares sentadas. Fotos: A: *Ore & Torres 049*; D, F: *Ore & Torres 075*; E: *Ore & Torres 047*.

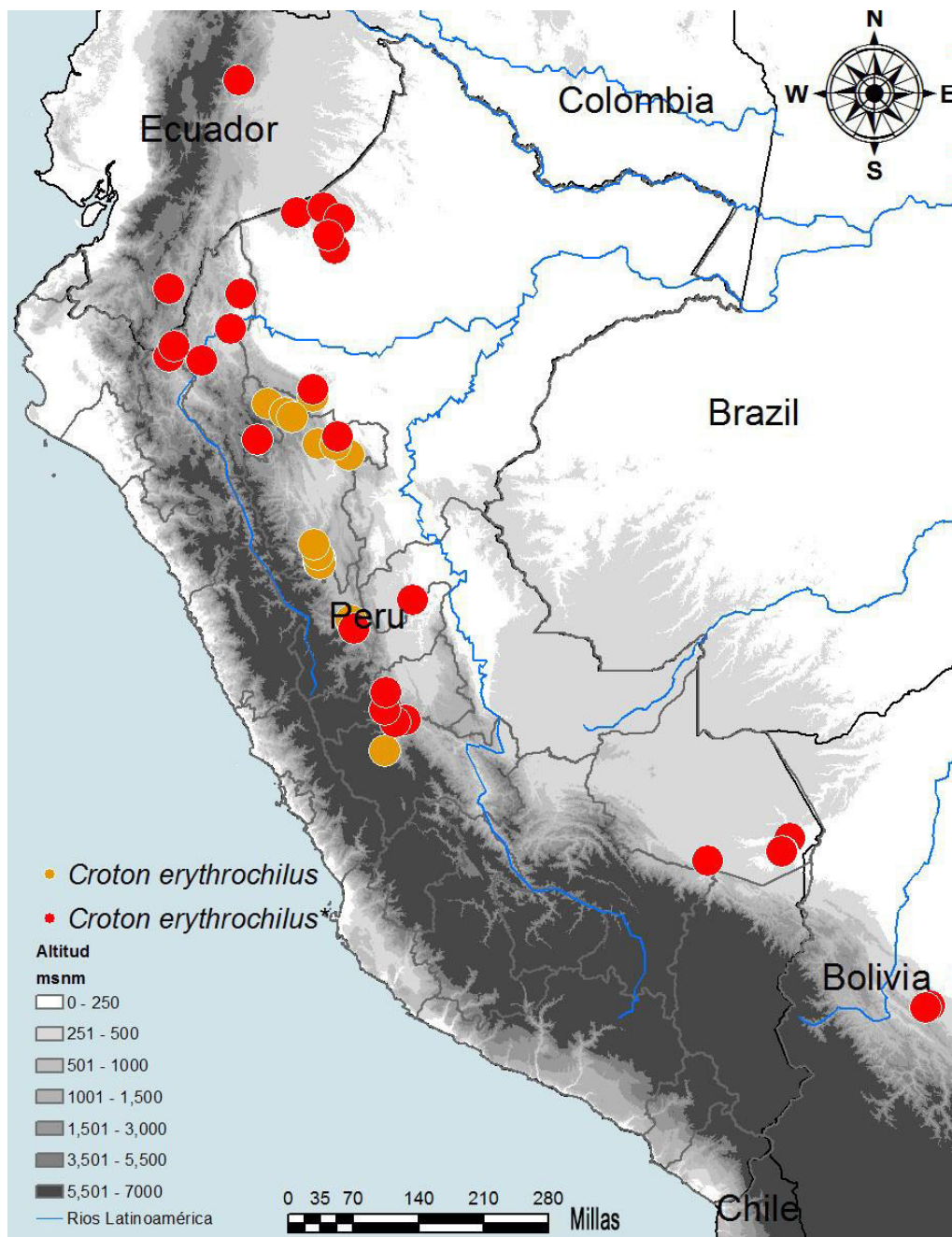


Figura 26. Distribución de la especie *C. erythrochilus* morfotipo 1 (círculo anaranjado) y morfotipo 2, señaladas con un asterisco (círculo rojo) en el Perú.

xiii. *Croton lechleri* Müll. Arg.

Croton lechleri Müll Arg. Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. 15(2): 545.

1866. — TIPO: PERÚ: Puno, prope San Govan, *Lechler 2400* (lectotipo G-DC, designado por Macbride, Flora of Peru 13: 74, 1951; isoelectotipos A, BR, P).

Croton draco var. *cordatus* Müll Arg. Linnaea 34: 90. 1865.

Croton erythrochyloides Croizat. Darwiniana 6:449. 1944 — TIPO: BOLIVIA, La Paz, B.A. Krukoff 10564 (holotipo A; isotipos K, LIL, LPB, MO, S, U, UC).

Especie monoica, arbórea, puede alcanzar 25 metros de altura, ramas cubiertas con tricomas estrellados; hojas alternas mayormente lanceoladas que se tornan rojizas cuando son decíduas; nectarios extraflorales acropeciulares, sentados, dispuestos en cara abaxial; estípulas pequeñas, triangulares y pubescentes; inflorescencias terminales péndulas, címulas bisexuales, flores estaminadas y pistiladas de sépalos valvados; 3 estilos, bífidlos, 6 ramas estigmáticas; 13 – 15 estambres (Fig. 27).

Nombres comunes: “sangre de drago”, “sangre de grado”, “sangre de dragón”, “palo de grado”, “huampo” o “tapa roja”, “topilla” (confundida a veces con topa – *Ochroma pyramidale*), “yawar gradwasca” (Jones 2003, Díaz 2014); Chayahuita: “omon”, Nomatsiguenga: “majati” (Meza 1999); “irariki”, “irari”, “quirari” (Meza 1991, Díaz 2014), “liquid bandage” (Jones 2003).

Distribución y Hábitat— Bosque submontano; vegetación secundaria. Ocupa predominantemente sitios perturbados al borde de carreteras. Se distribuye desde Puno hasta el noreste y centro de Bolivia con un rango altitudinal entre los 300–1000 m (Fig. 28).

Material revisado— Cusco. Prov. Quispicanchis, al borde de quebrada pedregosa, 12°59' S, 70°29' W, 400–500 m, 18 de agosto de 1997, *F. Cornejo 3146* (MO); Dist. Maniri, 8 Km oeste de Quincemil, a lo largo de la quebrada Yanamayo, 13°17'S, 70°48'W, 720 m, 16 de julio de 1990, *M. Timaná & H. Astete 618A* (MO). **Puno.** Ollachea to San Gabon, 1000–2000 m, *M. Dillon, J. Aronson, J. Herra & P. Berry 1144* (DAV).

Croton lechleri es el nombre más utilizado a lo largo de los Andes para identificar material de árboles de *Croton* “sangre de drago o grado”, desde Colombia hasta Bolivia (Riina, com. Pers.), sin embargo, la lectotipificación de Macbride (1951) quien designó como lectotipo la colección de *Lechler 2400*, restringe el nombre *C. lechleri* solo a algunas poblaciones al sur de Perú (Cusco y Puno) y al norte de Bolivia (La Paz). El clado C de la filogenia de ITS (Fig. 58) incluye solo representantes de esta especie recolectadas en Bolivia y es claramente un linaje separado del resto de los demás “sangre de grado”, al menos con este marcador. Esta posición filogenética distinta está además correlacionada con una morfología también bastante distinta del resto de las especies de la secc. *Cyclostigma*.



Figura 27. *Croton lechleri* en su hábitat en Bolivia (Riina 1503). A. Imagen mostrando porte arbóreo de *C. lechleri*. B. Ramas apicales mostrando cambio de color de hojas a anaranjadas cuando maduran. C. Parte de la inflorescencia mostrando flores estaminadas y yemas de flores estaminadas más parte apical de ramas con estípulas pequeñas triangulares pubescentes. Fotos: R. Riina.

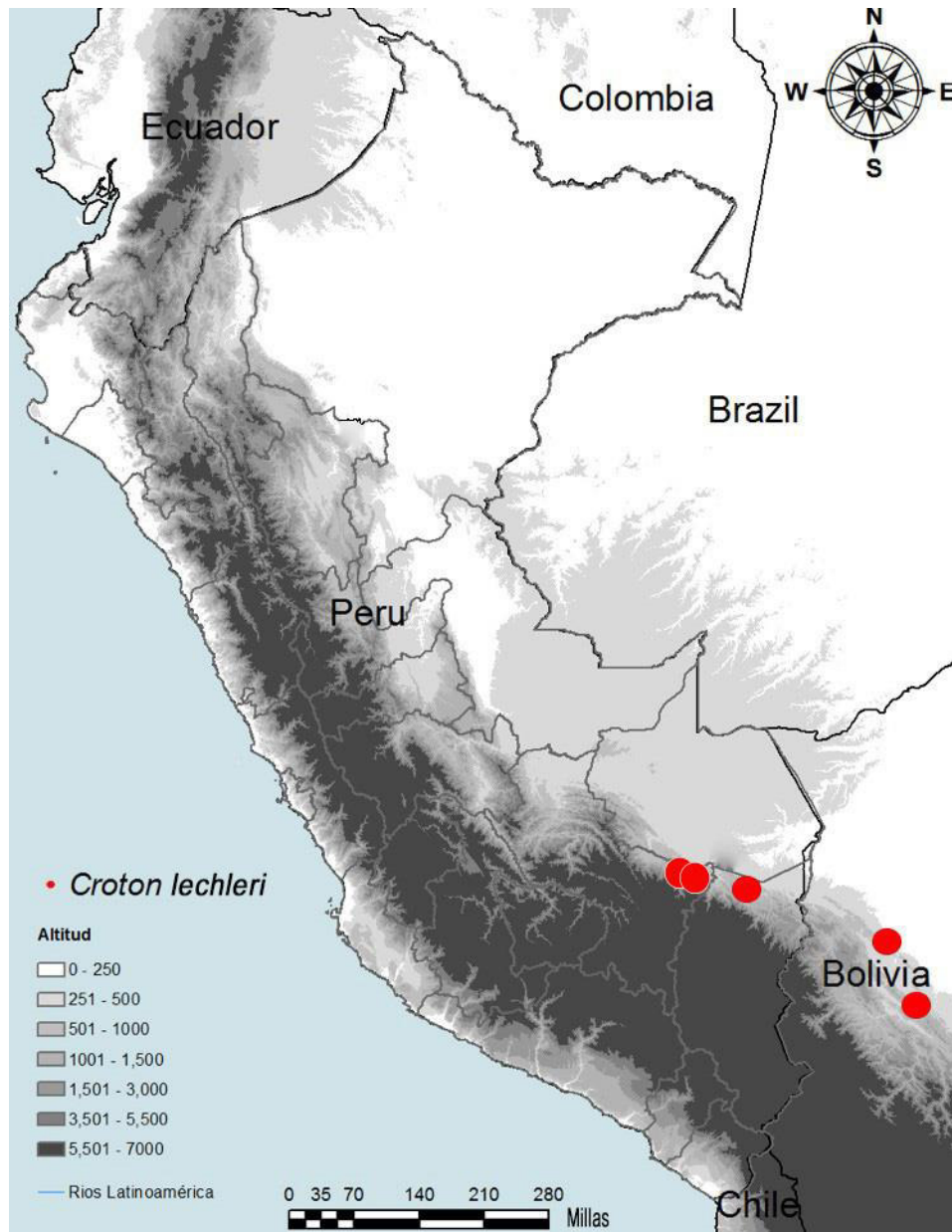


Figura 28. Mapa de distribución de *C. lechleri* en Perú y Bolivia.

xiv. *Croton perspeciosus* Croizat

Croton perspeciosus Croizat. Journal of the Arnold Arboretum 21: 98. 1940. — TIPO: PERU: Ayacucho, Ayna, entre Huanta y Río Apurímac, 750 – 1000 m, 1929. *Killip & Smith 22841* (holotipo US; isotipo NY).

Árbol endémico, perenne, monoico, llega hasta los 12 m de altura, ramas jóvenes marrones doradas con indumento denso de tricomas multirradiados con radios porrectos, presenta hojas que se tornan anarajandas cuando maduran, olor muy astringente, hojas alternas, a veces palmatipartidas, acorazonadas, base cordada, ápice agudo, margen aserrado con 3 o 5 puntas, presencia de coléteres, indumento muy pubescente con tricomas estrellados-porrectos; estípulas pueden llegar a 4.5 mm de longitud, foliosas con margen disectado-ciliado, densamente cubiertas con tricomas porrectos, coléteres diminutos a lo largo del margen y puntas; glándulas acropeciolas estipitadas ubicadas en el lado abaxial y adaxial; con indumento denso de tricomas multirradiados muy porrectos; inflorescencias terminales con címulas unisexuales pistiladas en la base y estaminadas a lo largo de la larga inflorescencia (≤ 30 cm), flores con sépalos valvados, estilos bifidos, a veces doblemente bifidos, receptáculo densamente piloso, 12 ramas estigmáticas, ~ 50 estambres; fruto globoso, trilobado, densamente cubierto con tricomas arrosetados-porrectos; semillas 5–5.5 x 3.7–4.0 mm, elipsoides, rugosas, ligeramente marrón; carúncula 0.7–0.8 x 1.4–1.5 mm, trapezoidal, cápsulas de 6–8 x 8–9 mm, globosas, trilobadas, densamente cubiertas con tricomas arrosetados-porrectos, látex rojizo a amarillo oscuro (Fig. 29).

Distribución y Hábitat— Bosque primario, bosque templado húmedo, bosque secundario o ambientes perturbados al borde de carreteras; silvestres o cultivadas. Distribuida en los departamentos de Amazonas, Cusco, Junín, Pasco y San Martín entre los 1200–2200 m de altitud (Fig. 30).

Nombres comunes— sangre de grado”, “palo sangre”, “curashina” (*Monteagudo & col. 4328; Díaz 1608, 1616; Perea & Mateo 4466; Woytkowski 6579; Smith & col. 1555; Samora 1* (USM)).

Material revisado: **Cusco**, Prov. La Convención, Dpto. Quellouno, carretera Yavero Quellouno, bosque secundario, 12°30'03" S, 72°30'04", 2219–2914m, 29 de septiembre del 2006, *L. Valenzuela, Calatayud, E. Succhi* 7842 (AMAZ, CUZ, HUT, MO, MOL, USM); **Cusco**, Prov. Convención, localidad Idma, 1500 m, 30 de octubre de 1949, *Vargas* 8549 (CUZ), Prov. Convención, localidad Idma monte secundario, 1350 m, 15 de abril de 1976, *Vargas* 22744 (CUZ). **Junín**, Prov. Jauja, Monobamba, relicto de bosque, 4725888, 8735184, 1732m, 1 de mayo de 2009, *H. Beltran* 6562 (USM); Prov. Yunguy, 1600 m, 14 de Julio de 1961, *Woytkowski* 6579 (USM, MO). **Pasco**, Prov. Oxapampa, Dpto. Huancabamba, antes del desvío a catarata Anana, camino a Pozuzo, abundante a lo largo de la carretera, 10.575 S, 75.407 W, 1600 m, 17 de noviembre del 2017, *M. Ore & M. Acosta* 014 (USM); 10.397 S, 75.540 W, 1715 m, 17 de noviembre del 2017, *M. Ore & M. Acosta* 015 (USM); Prov. Oxapampa, CC.NN. Maynas, 1484 m, 22 de mayo de 1991, *Meza, E.* 813 (USM); Prov. Oxapampa, CC.NN. El Milagro, 1624 m, 23 de mayo de 1991, *Meza, E.* 816 (USM); Prov. Oxapampa, CC.NN. El Milagro, 1624 m, 23 de Mayo de 1991, *Meza, E.* 818 (USM); Prov. Oxapampa, Cedropampa, 12 Km al sur de Villa Rica, 10°45' S, 75°22' W, 1200 m, 18 de Enero de 1983, *D. Smith & W. Brack* 3119 (MO, F, MICH); Prov. Oxapampa, Chantabamba, 3.5 – 8 Km W de Oxapampa, 10°35' S, 75°30' W, 1830 – 1875m, 20 de noviembre de 1982, *D. Smith* 2733 (AMA, MO); Prov. Oxapampa, Huancabamba, Yanachaga "Prosoya", 1950m, 18 de Noviembre de 1991, *C. Díaz & colaboradores* "prosoya" 4625 (USM, MO); Prov. Oxapampa, Gramazu, 12 - 15 km de Oxapampa, 11°28' S, 75°28' W, 1700, *D. Smith, A. Pretel, J. Palomino & M. Palacios* 1555 (USM, MO); Prov. Oxapampa, Dpto. Oxapampa, Quebrada San Alberto, a 3 km de Oxapampa, 10°34'18" S, 75°23'17" W, 1850m, 12 de mayo del 2004, *R. Riina & colaboradores* 1435 (WIS); Prov. Oxapampa, Dpto. Oxapampa, 6 km de Oxapampa en la vía a La Merced, 10°37'17" S, 75°22'59" W, 1800m, 12 de mayo del 2004, *R. Riina & colaboradores* 1441 (WIS); Prov. Oxapampa, Dpto. Oxapampa, 8 km de Oxapampa en la vía a La Merced., 10°37'41" S, 75°23'09" W, 1850m, 13 de mayo del 2004, *R. Riina & colaboradores* 1441 (WIS). **San Martín**, Prov. Moyobamba, Dpto. Moyobamba, Cerca a carretera baños termales. Km 100, 6.088 S, 76.963 W, 1115m, 3 de junio del 2017, *M. Ore & A. Torres* 081, 082, 083 (USM);

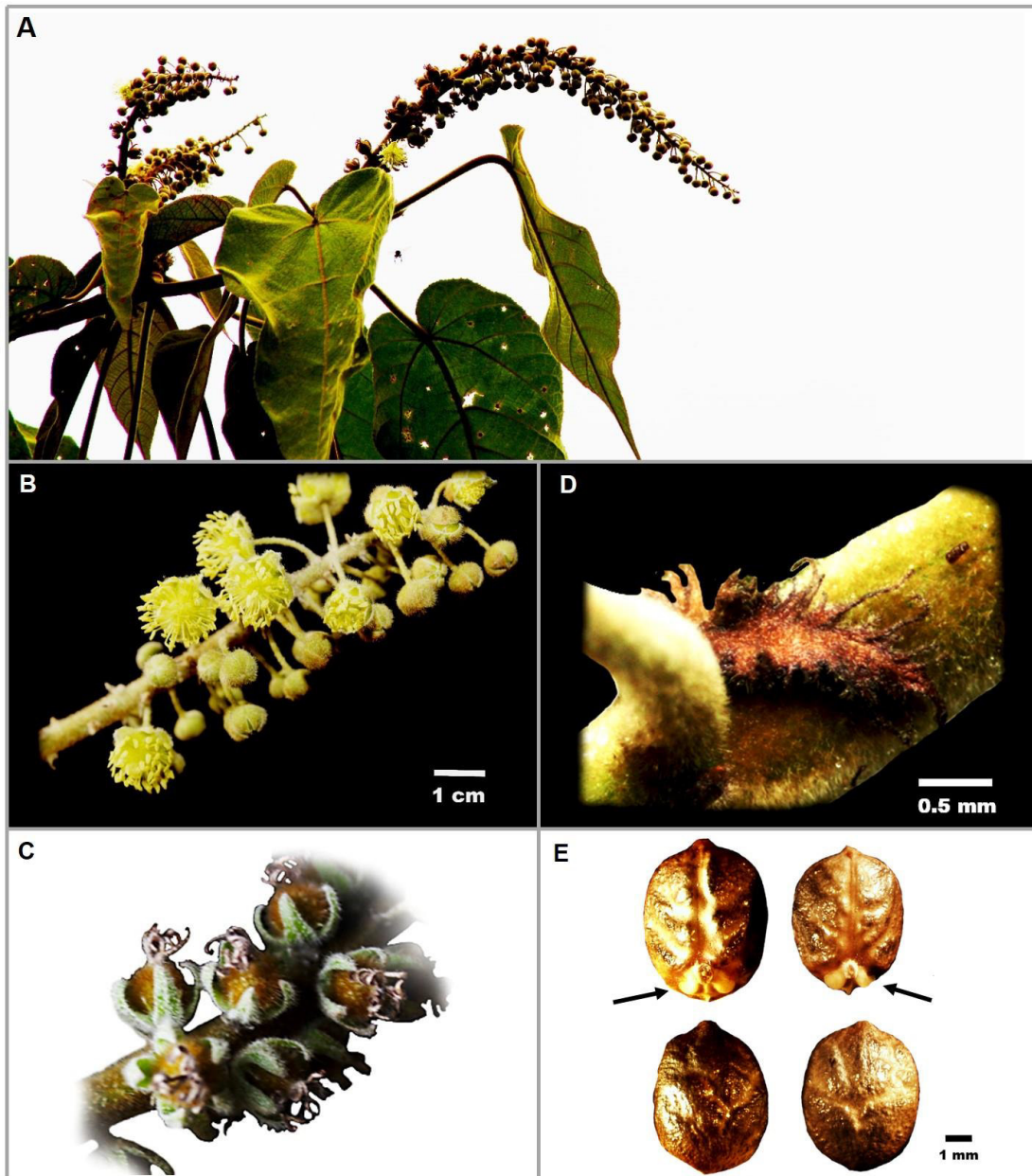


Figura 29. *Croton perspicuosus*. A. Imagen mostrando las inflorescencias péndulas. B. Inflorescencia masculina mostrando flores estaminadas con numerosos estambres. C. Flores pistiladas mostrando estilos tetráfidios. D. Estípula con margen disectado-ciliado. E. Semillas, carúnculas señaladas con flechas. Fuente: A-D: Ore 014; E: Riina 1441.

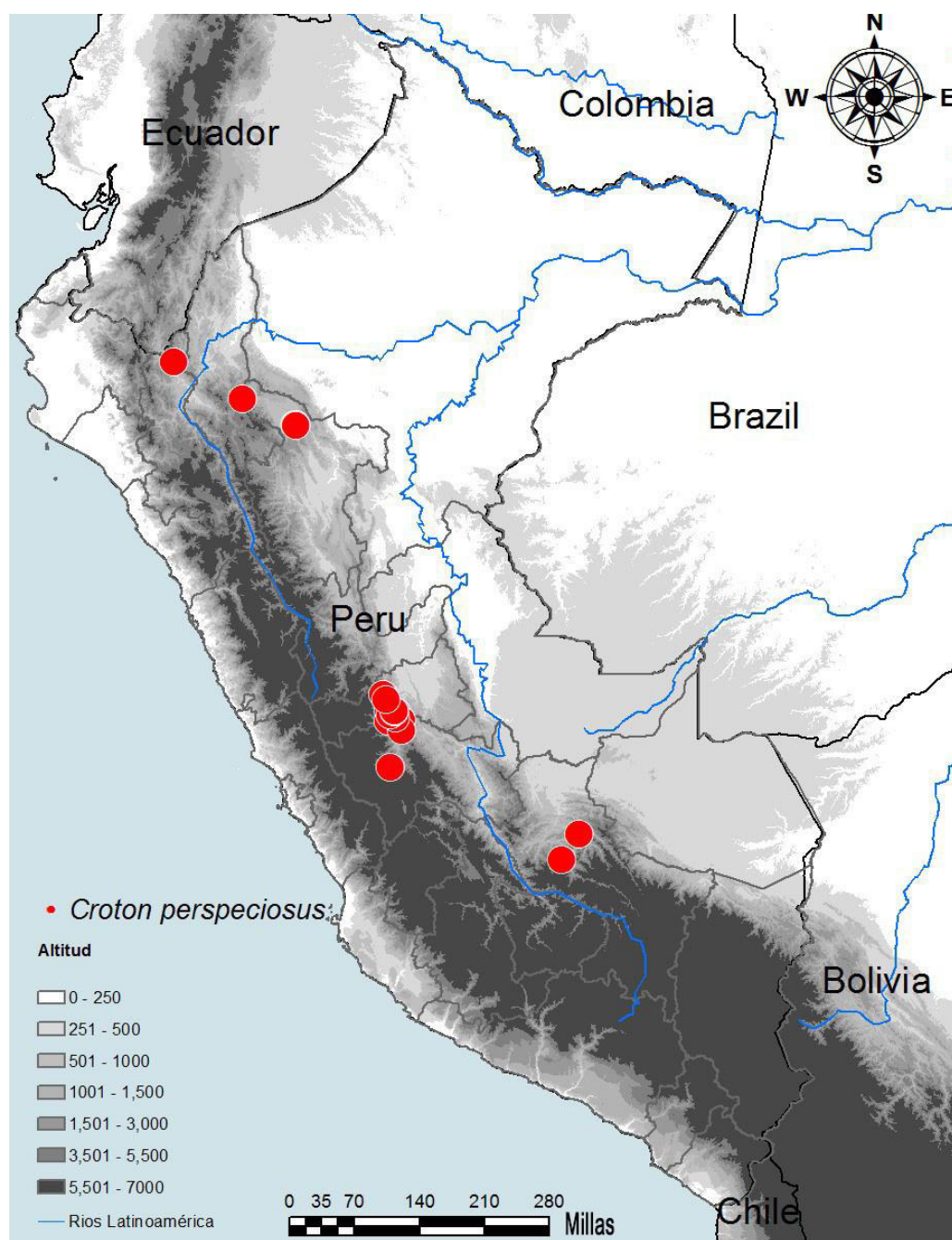


Figura 30. Distribución de la especie *C. perspeciosus* (secc. *Cyclostigma*) en el Perú.

xv. *Croton pilulifer* Rusby

Croton pilulifer Rusby. Memoirs of the Torrey Botanical Club 4(3): 256. 1895. –TIPO: BOLIVIA, Yungas, *Bang* 375 (holotipo NY; isotipos E, G, M, MO).

Croton densiflorus Pax & K. Hoffm. Hoffm. Mededeelingen van's Rijks-Herbarium 40: 19. 1921. TIPO: BOLIVIA, *Herzog* 1046 (holotipo B).

Árbol perenne de hasta 4 metros, monoico, de copas frondosas con hojas que se tornan anaranjadas cuando son maduras; hojas cordadas a ligeramente ovadas, margen crenado con coléteres esparcidos, cara adaxial con indumento esparcido de tricomas rosulados o fasciculados, nectarios extraflorales estipitados ubicados en lado abaxial que llegan hasta 0.5 cm de longitud; estípulas foliosas decíduas que dejan cicatrices semilunares; inflorescencias que van desde 8–15 cm; címulas bisexuales dispuestas a lo largo del eje, cuando flores pistiladas fructifican se encuentran cicatrices en la base de las címulas por la presencia de flores estaminadas decíduas; flores pistiladas pediceladas, sépalos lanceolados, ápice acuminado, ovario muy pubescente de tricomas fasciculados muy porrectos, 3 estilos con 6 ramas estimáticas, pétalos ausentes; flores estaminadas con sépalos y pétalos ovados, 23–25 estambres (Fig. 31).

Distribución y Hábitat— Bosques secundarios y/o áreas alteradas presentes en bordes de carreteras o al borde de ríos, distribuida en los departamentos de Cusco y Pasco entre 1696 – 1790 m de altitud (Fig. 32). También distribuida en Bolivia.

Nombres comunes: “sangre de grado” (*Meza* 822 (USM)).

Material revisado: **Cusco**, Prov. Quispicanchi, Dto. Camanti, después del puente Capire, 13°30'0"S, 70°54'7"W, 1696 m, *M. Ore & D. Deville* 188 (USM). **Pasco**, Prov. Oxapampa, CC. NN. Tsachopen, 1790 m, 24 de mayo de 1991, *E. Meza* 822 (USM).

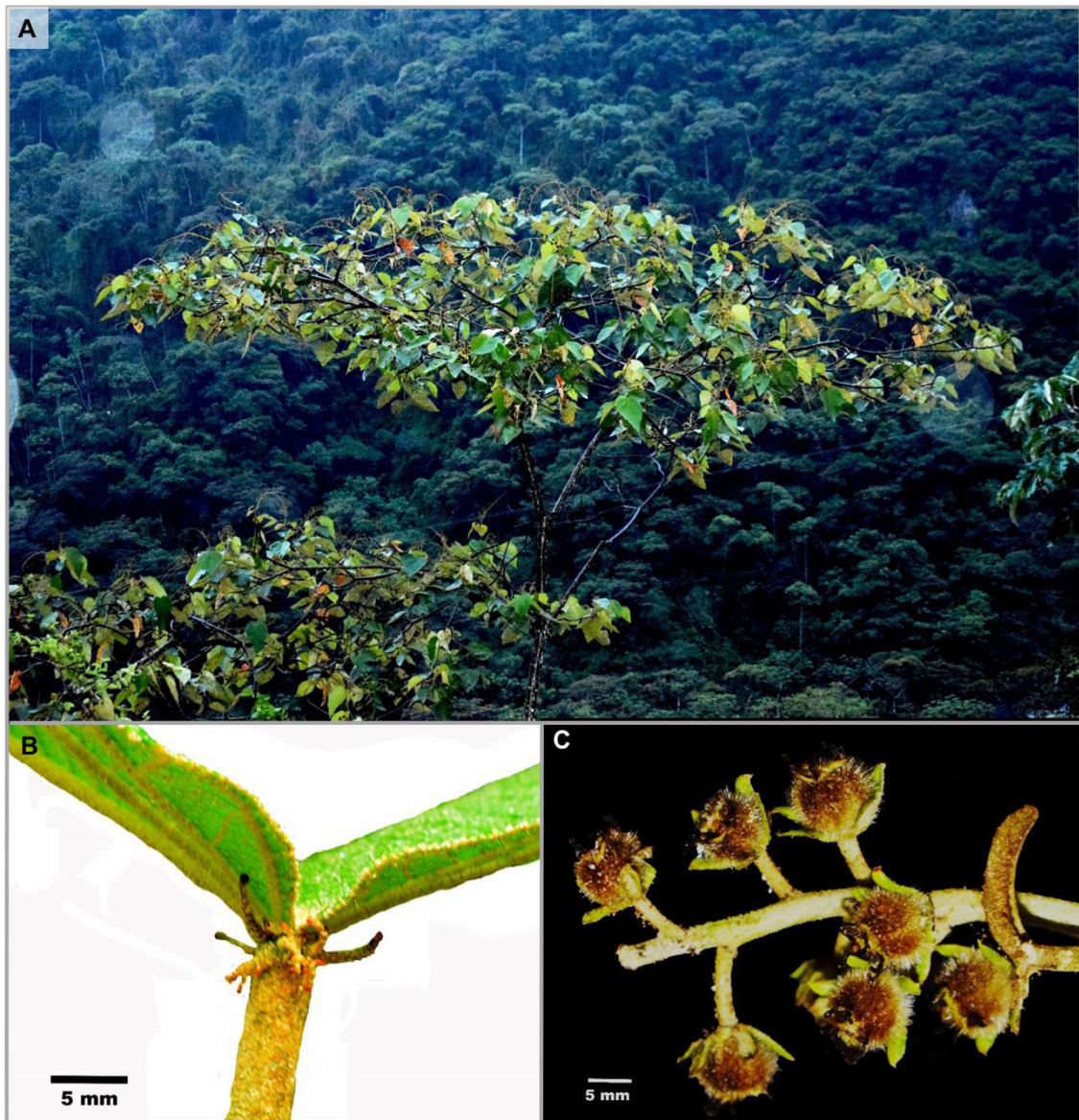


Figura 31. *Croton pilulifer*. A. Árbol mostrando copa amplia con algunas hojas que se tornan anaranjadas cuando maduran. B. Numerosos nectarios extraflorales estipitados en la cara abaxial de las hojas. C. Rama apical mostrando los frutos pubescentes con las ramas estigmáticas persistentes. Fuente: A–C: M. Ore & D. Deville 188 (USM).

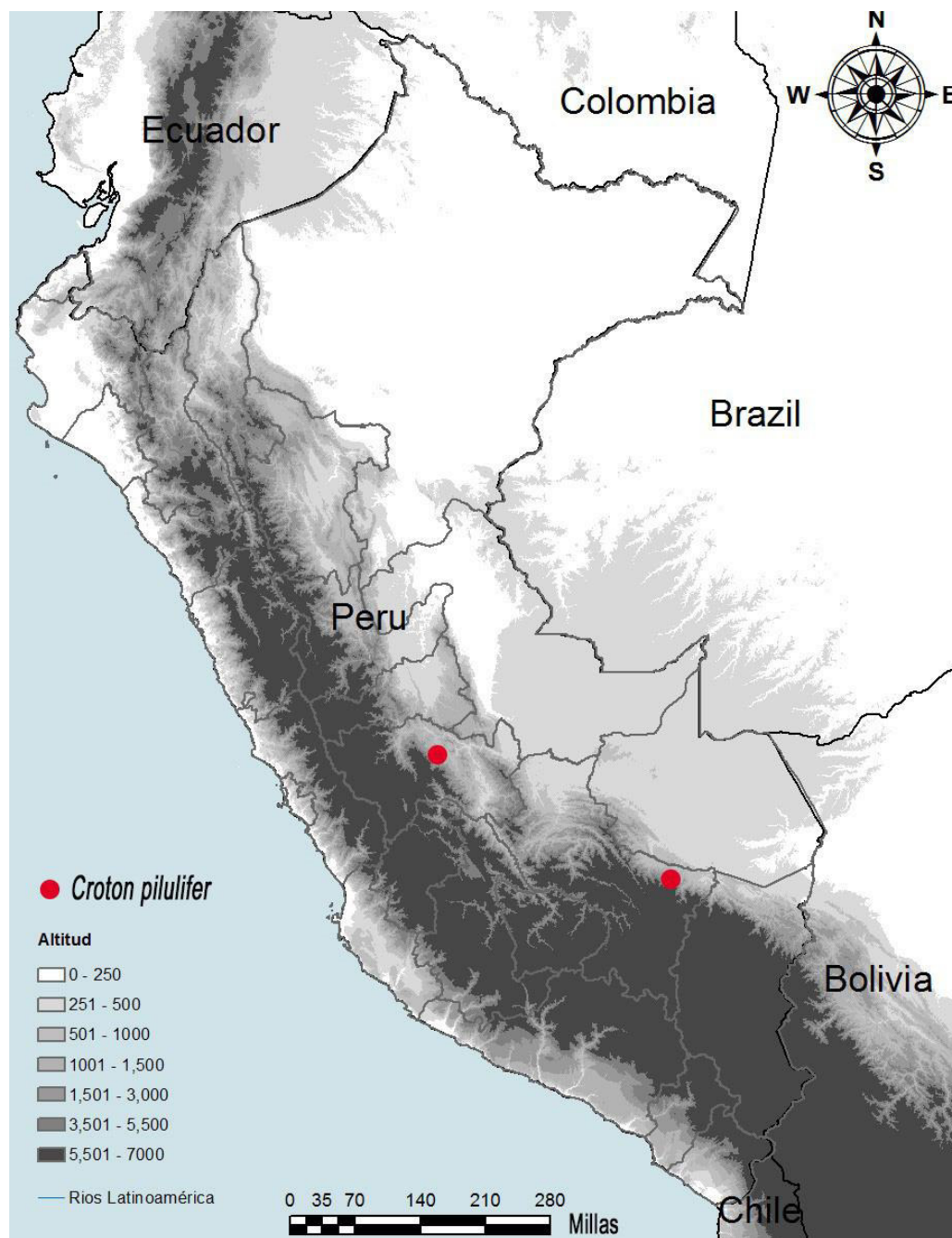


Figura 32. Distribución de la especie *C. pilulifer* (secc. *Cyclostigma*) en el Perú y Bolivia.

xvi. *Croton rusbyi* Britton ex Rusby

Croton rusbyi Britton ex Rusby, Memoirs of the Torrey Botanical Club 6(1): 119. 1898.

— Sintipos: Bolivia: Entre Tipuani y Guanai, diciembre, 1892. *M. Bang* 1664 (K, E, G, M, MICH, MO, PH, US); Mapiri, 700 m, mayo de 1886 *H. H. Rusby* 1224, (K, MO, PH).

Árbol perenne, monoico, llega hasta los 25 m de altura, ramas jóvenes con tricomas rosulados, presenta hojas coriáceas, alternas, lanceoladas, base truncada a redondeada, ápice acuminado, margen entero, presencia de coléteres en borde de las hojas, indumento muy pubescente cuando jóvenes, con tricomas rosulados porrectos; estípulas foliares con numerosas puntas; glándulas acropetiolares cortamente estipitadas (~1.3 mm) ubicadas hacia el lado abaxial, inflorescencias terminales con cimas bisexuales a lo largo de la inflorescencia (≤ 40 cm), cada cima tiene de 2–3 flores pistiladas con sépalos valvados, 3 estilos ramificados desde la base, 6 ramas estigmáticas, ovario con indumento denso de tricomas rosulados, a veces rosulados–porrectos, ~ 10 estambres; fruto subgloboso, trilobado, densamente cubierto con tricomas arrosados-porrectos; látex rojizo a amarillo oscuro, látex anaranjado claro (Fig. 33).

Distribución y Hábitat— Bosques montanos primarios y secundarios, ligera combinación entre áreas conservadas y alteradas. Distribuida en Cusco entre los 900–2100 m. También distribuida en Bolivia (Fig. 34).

Material revisado: Cusco. Prov. Paucartambo: Borde de bosque de la localidad de Consuelo, 850m, *C. Vargas* 7362 (CUZ); a lo largo de la carretera Pilcopata entre puente Unión sobre el río Taquila, 1810m, 23 de agosto de 1991, *B. León, K. Young & N. Huapaya* 3237 (USM); a lo largo de toda la carretera, entre Puente Unión sobre el río Taquila, 1700–1750 m, 22 de septiembre de 1991, *B. León & colaboradores* 3212 (USM); Dto. Kosñipata, San Pedro, Kosñipata, 13°5'0"S, 71°10'0"W, 1000m, *P. Nuñez* 13369 (CUZ); Dto. Kosñipata, Pilcopata, carretera Challabamba–Pillcopata, 13°3'34"S, 71°33'3"W, 1433m, 14 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville* 167 (USM).

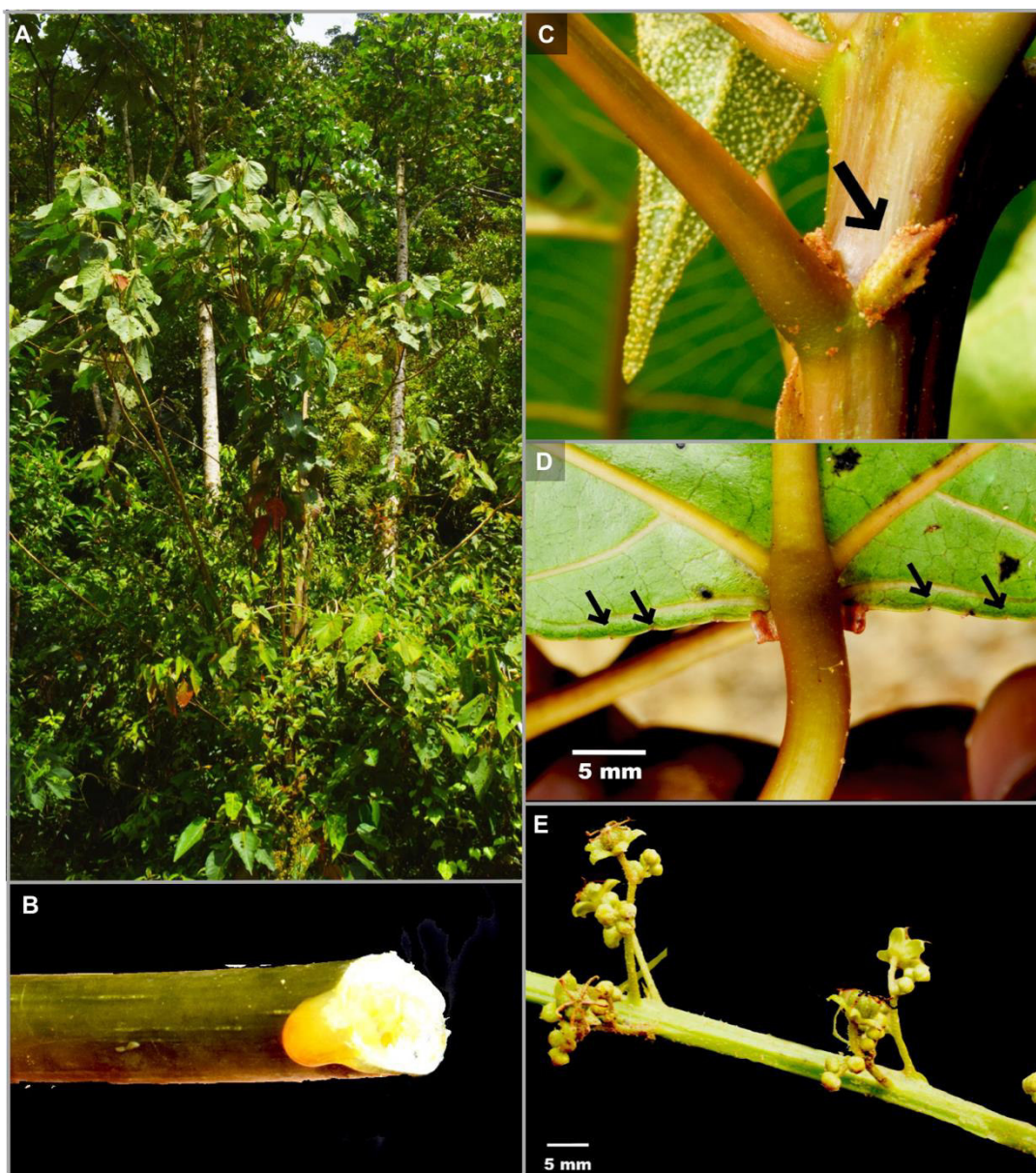


Figura 33. *Croton rusbyi*. A. Árbol, mostrando porte semiarboresco. B. Látex amarillo-anaranjado de la rama. C. Estípula foliosa con glándulas en las puntas. D. Glándulas acropetiales y coléteres señalados por flechas. E. Inflorescencias femeninas mostrando flores pistiladas con 6 ramas estigmáticas. Fotos: A-E: Ore 165.

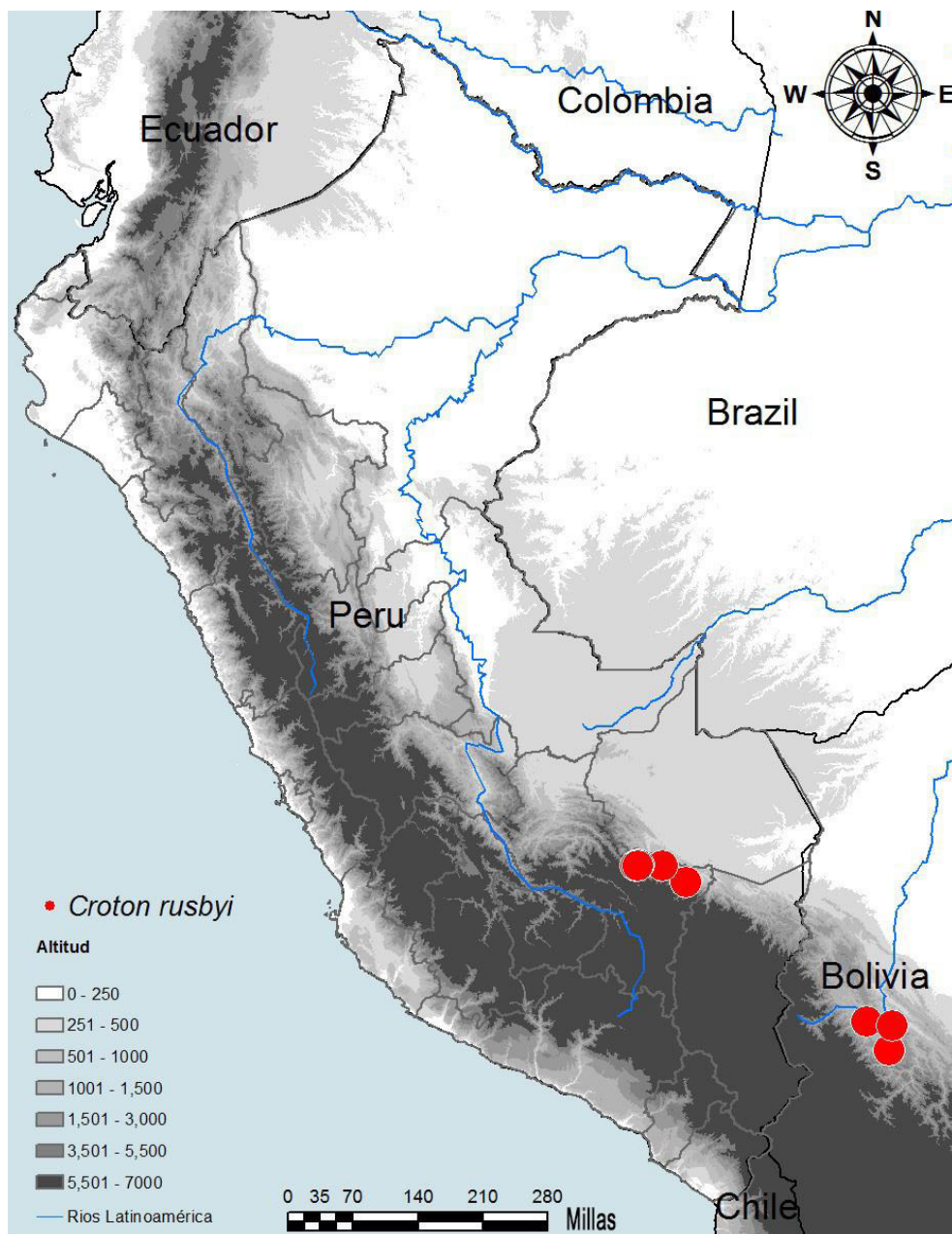


Figura 34. Distribución de la especie *C. rusbyi* (secc. *Cyclostigma*) en Perú y Bolivia.

xvii. *Croton tumbesinus* Riina

Croton tumbesinus Riina. Systematics Botany 43(1): 212-220. 2018. — TIPO: PERÚ: Tumbes, Pampas de Hospital El Caucho, quebrada Faical entre El Caucho y Campo Verde, 370 m, 21 de enero de 1989, *C. Díaz, T. Pennington & C. Reynel 3199* (holotipo MO; isotipos F, MICH, MOL, USM).

Árbol monoico de 2.5–5 m de alto; ramas jóvenes con indumento espaciado a denso de tricomas estrellados-porrectos; látex no conocido; hojas alternas, ovadas, base suavemente cordada a redondeada, ápice agudo a mucronado, margen entero, con pequeños coléteres ovoides y tricomas simples esparcidos, superficie adaxial con indumento esparcido a casi glabro, tricomas estrellados-multirradiados, sésiles, a veces porrectos, superficie abaxial con indumento denso a esparcido; estípulas lineares con puntas filiformes, a veces glandulares (coléteres); glabra o con indumento esparcido de tricomas estrellados; 2–4 nectarios extraflorales, basilaminares, pateliformes, estipitados; inflorescencias de 20–30 cm de longitud, terminales, címulas proximales bisexuales, distales unisexuales (estaminadas), regularmente esparcidas a lo largo del eje; flores estaminales, sépalos de 1.2–1.3 x 0.5–1 mm, valvados a ligeramente imbricados, ovados-lanceolados, superficies adaxial y abaxial glabras, a veces con tricomas espaciados, ápice lanoso; pétalos 1.2–1.3 x 0.2–0.8 mm, estrechamente elípticos, cuneados, glabros en ambas superficies, margen y ápice lanoso, receptáculo densamente piloso, 16 estambres; flores pistiladas, sépalos 2.1–2.3 x 0.9–1.4 mm, valvados a ligeramente imbricados, profundamente ovados, superficie adaxial glabra, superficie abaxial casi glabra, tricomas estrellados multirradiados, espaciados en la base, ápice lanoso; pétalos ausentes o reducidos a glándulas sésiles; ovario densamente cubierto con tricomas estrellados a multirradiados, 3 estilos, bífidos; cápsulas globosas; semillas ovoides, marrón claro a marrón oscuro, rugosas; carúncula trapezoidal (Fig. 35).

Material revisado: Tumbes. Prov. Tumbes Dpto. Dpto. Pampas de Hospital, EL Caucho, quebrada Faical entre El Caucho y Campo verde; 4°8'0"S, 80°45'0"W, 370 m, 21 de enero de 1989, *C. Díaz, T. Pennington & C. Reynel 3199* (MO); Prov. Zarumilla, Región debajo de El Caucho, Bosque seco tropical, 350–450 m, 18 de febrero de 1976, *T. Plowman 5487* (DAV).

Distribución y Hábitat— Esta especie es solo conocida en las costas del bosque seco del departamento Tumbes en Perú y la Provincia de Manabí en Ecuador; crece de 190–450 m de elevación. Las poblaciones conocidas parecen estar disjuntas, pero ocupan el mismo tipo de vegetación en bosque seco (Fig. 36).

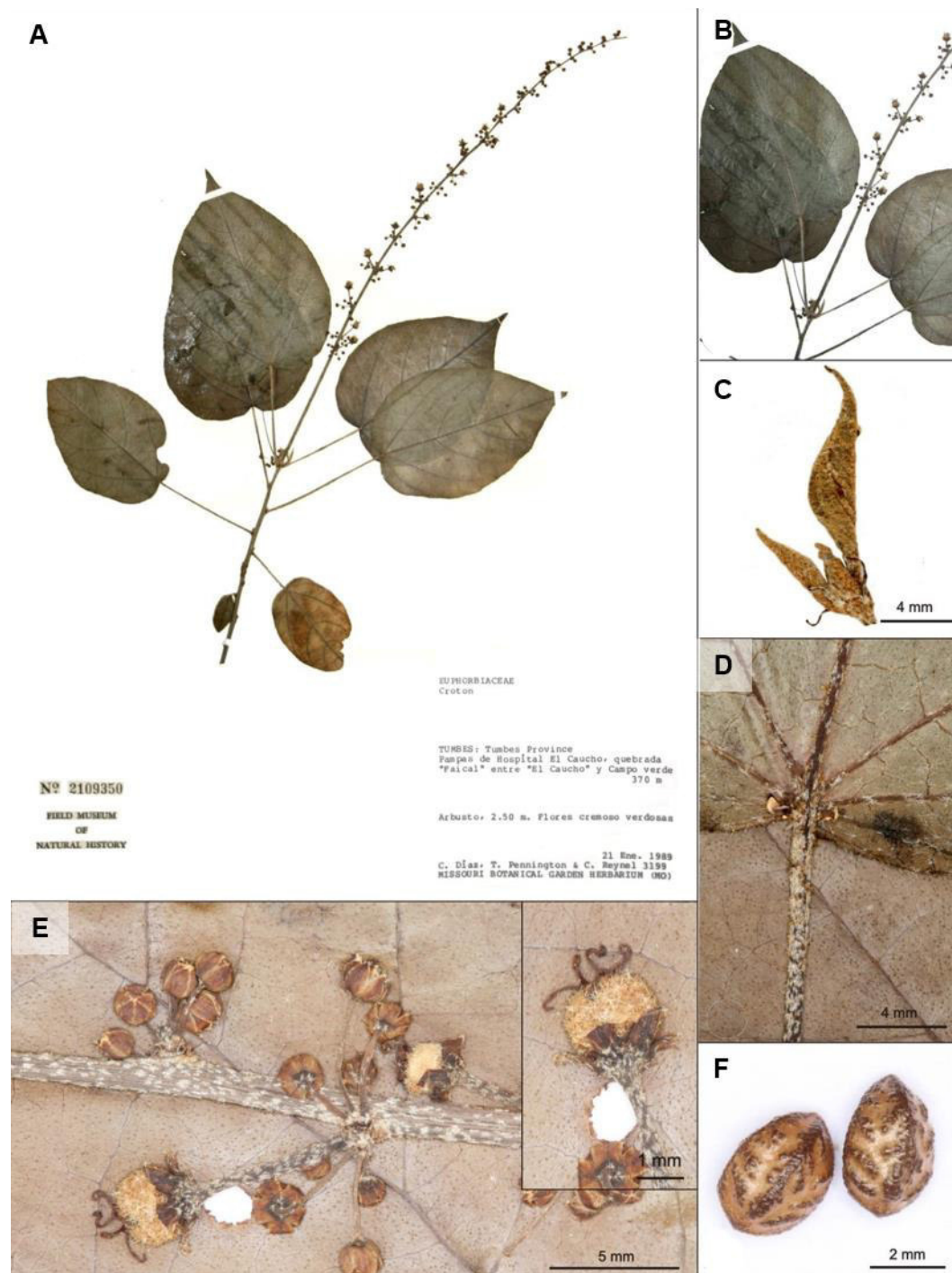


Figura 35. *Croton tumbesinus*. A. Imagen del holotipo mostrando las ramas florales. B. Parte apical de la rama mostrando las estípulas y parte de la inflorescencia. C. Parte apical de la rama mostrando las estípulas y hojas jóvenes. D. Tricomas y nectarios extraflorales basilaminares en el lado abaxial, supercie adaxial de otra hoja en la parte inferior de la foto. E. Parte de la inflorescencia con yemas de flores pistiladas y estaminadas, flor pistilada mostrada en la parte superior derecho. F. Semillas, lado ventral. Fuente Feio *et al.* 2018: A–B, D–F: Díaz *et al.* 3199; C: Cornejo & Bonifaz 1755.

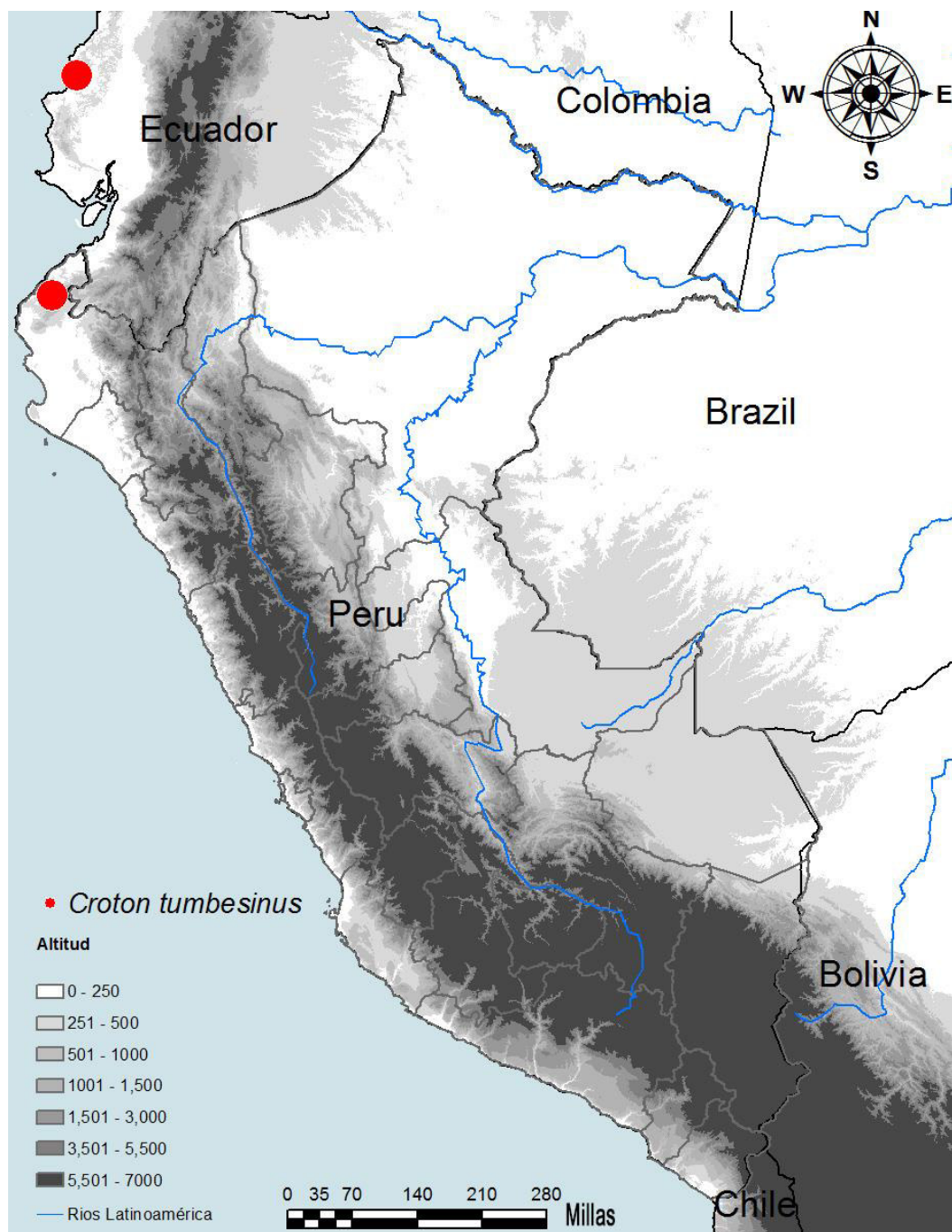


Figura 36. Distribución de la especie *C. tumbesinus* (secc. *Cyclostigma*) en Perú y Ecuador.

xviii. *Croton tyndaridum* Croizat

Croton tyndaridum Croizat. Journal of the Arnold Arboretum 21(1): 101. 1940. — TIPO: PERÚ. Junín, a lo largo del río Perené, cerca de “Hacienda 3”, en matorrales, 600m, 1929, Killip, E. P. & Smith, A. C. 25229 (holotipo US).

Árbol monoico, 10–15 m de alto; ramas jóvenes con indumento denso de tricomas estrellados-porrectos, estipitados; látex anaranjado a rojo claro en corteza, amarillo en ramas; hojas alternas, de 10–25 x 8–20 cm, cordadas, ápice acuminado, base cordada, margen serrado a ligeramente crenado, con pequeños coléteres ovoides en cada diente, superficie adaxial con indumento denso de tricomas estipitados, a veces porrectos, superficie abaxial con indumento denso, tricomas estrellados-multirradiados, sésiles, a veces porrectos; estípulas de 4.3–7.7 mm de longitud, subuladas; peciolo de 10–15 cm de longitud, con indumento más o menos denso; inflorescencias de 20–40 cm de longitud, terminales, eje costado, címulas proximales y distales bisexuales, esparcidas a lo largo del eje; con indumento espaciado de tricomas estipitados estrellados-multirradiados, a veces porrectos, cuando comienza la fructificación solo persisten frutos, flores estaminadas caen; flores estaminadas con sépalos 0.2–0.5 x 0.2–5 mm, valvados, superficie adaxial glabra, superficie abaxial glabra, indumento lanoso en el margen con ciertos tricomas estrellados, ápice lanoso; 16–17 estambres; flores pistiladas con pedicelos muy cortos y gruesos; sépalos valvados, ligeramente espatulados con ápice agudo-redondeado, superficie adaxial glabra, superficie abaxial casi glabra; pétalos ausentes; ovario ligeramente cubierto con tricomas estrellados, semillas ovoides, ligeramente rugosas; carúncula trapezoidal (Fig. 37).

Nombres comunes— “sangre de grado” (Grandtner & Chevrette 2013), “yarahuasca” Huambisa: “urushnum”, Aguaruna: “ojoshnum” (Woytkowski 5053; Meza 1015, 1022, Killip & Smith 25229 (USM)).

Distribución y Hábitat— Bosques secundarios y ambientes disturbados. Especie bien distribuida en el departamento de Junín, así como también en los departamentos de

Amazonas, Cajamarca y Pasco, con un amplio rango altitudinal que va desde 180–1600 m (Fig. 38).

Usos e importancia económica— Medicinal: cicatrizante de heridas, hemorragias, contra leishmaniasis (*G.Z.V.G. sn* (USM)).

Material revisado: Amazonas: Prov. Condorcanqui, CCNN Alianza Progreso, 255m, 16 de diciembre de 1992, Meza, E. 1015 (USM); CCNN Belén, 4°34'59"S, 77°54'0"W, 180m, 17 de diciembre de 1992, Meza, E. 1022 (USM). **Cajamarca.** Prov. San Ignacio, Alto Ihuamaca, al borde la quebrada Barro Negro, 5°0'58.8"S, 79°1'33.1", 1600 m, 17 de junio de 1994, *E. Meza 1204* (USM); **Junín.** Prov. Chanchamayo, Pichanaqui, comunidad Bajo Kimiriki, cerca al hospital "Aldea de Salud", 10°50'1"S, 75°6'47"W, 500 m, 17 de Septiembre del 2018, *M. Ore, M. Arakaki & S. Castillo 225* (USM); 10°56'40"S, 74°51'20"W, 527m, *M. Ore, M. Arakaki & S. Castillo 226* (USM); Prov. Satipo, Satipo, carretera Satipo–Pichanaqui, 11°3'30"S, 74°44'3"W, 539m, 29 de Septiembre del 2018, *M. Ore & S. Riva 250* (USM); Pangoa, camino hacia Sonamuro: carretera Satipo-San Martín de Pangoa, 11°26'14"S, 74°27'34"W, 787m, 30 de Septiembre del 2018, *M. Ore & S. Riva 253* (USM). **Pasco.** Prov. Oxapampa, Dpto. La Merced, a lo largo del río Paucartambo, 10°53'28"S, 75°18'25"W, 759 m, 15 de enero del 2017, *M. Ore, M. Arakaki, Z. Flores & S. Riva 028* (USM); Dpto. Villa Rica, camino a lo largo del Bosque de Schollet, 10°38'24"W, 75°19'8"S, 2184m, 18 de noviembre del 2016, *M. Ore & M. Acosta 020* (USM); Pto. Bermúdez, CC.NN. El Milagro, 320 m, 31 de agosto de 1992, *E. Meza 856* (USM); Puerto Bermúdez, Quirishari, Cajonaria, 10°17'35.7"S, 74°56'30.3"W, 256 m, 10 de junio de 1992, *E. Meza 840* (USM). **Ucayali.** Prov. Pucallpa, camino de Pucallpa hacia Tingo María, Km 85, Reserva Von Humboldt, 8°48.12'0"S, 75°3.79'0"W, 250 m, 06 de agosto del 2001, *T. Pennington & A. Daza 17182* (MOL).



Figura 37. *Croton tyndaridum*. Porte arbóreo mostrando copa de *C. tyndaridum* en donde se muestran las hojas anaranjadas cuando son senescentes. B. Estípulas foliosas. C. Glándulas acropeciolasares sésiles ubicados en lado abaxial. D. Inflorescencias terminales mostrando címulas bisexuales con flores pistiladas y estaminadas estipitadas. Fuente: A–B: *Ore M. & col. 250*; C – D: *Ore M. 028*.

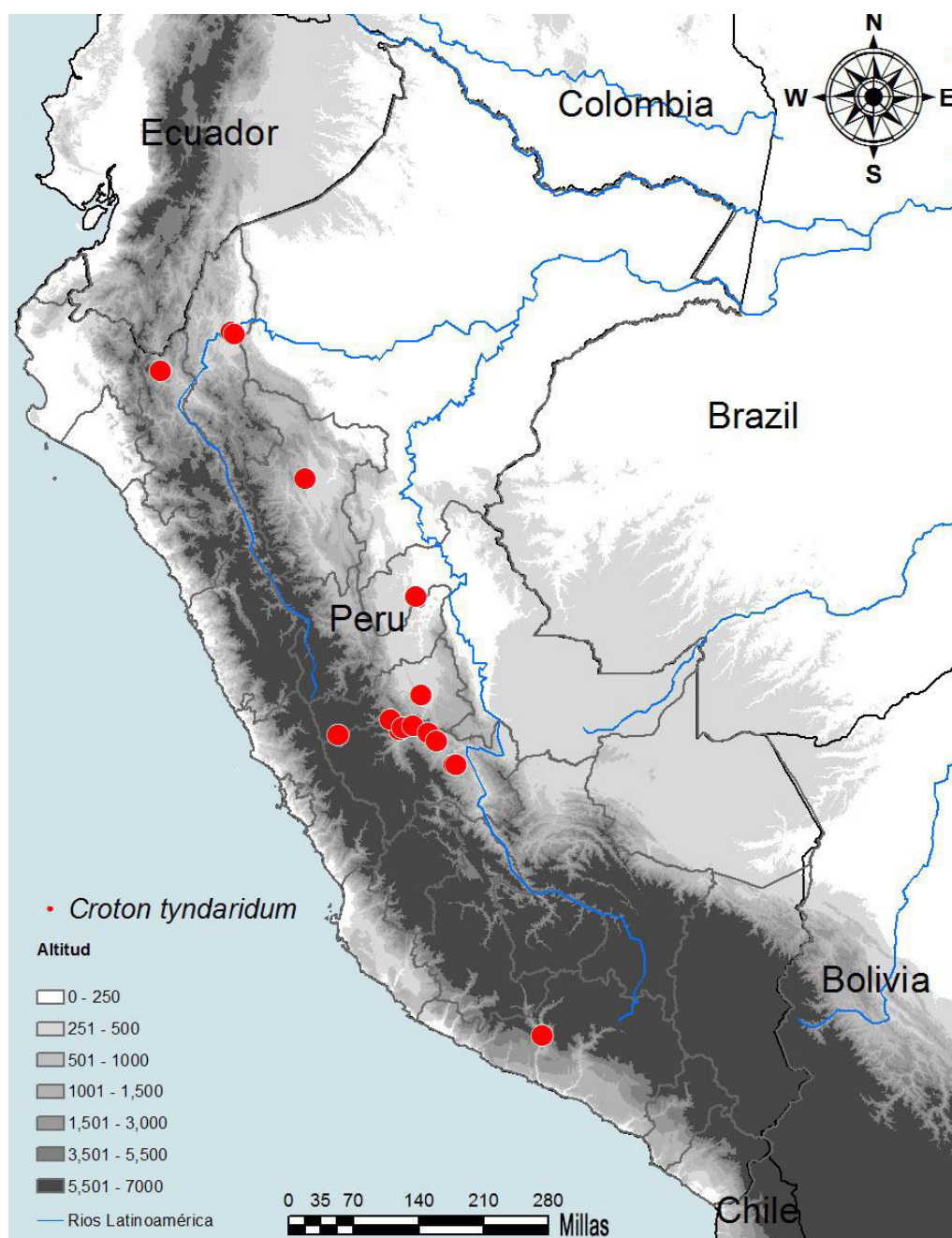


Figura 38. Distribución de la especie *Croton tyndaridum* (secc. *Cyclostigma*) en el Perú.

xix. *Croton* sp. I

Árbol monoico, 8-37 m de alto; ramas jóvenes con indumento esparcido de tricomas rosulados a multirradiados, a veces porrectos; hojas alternas acorazonadas, base cordada a redondeada, ápice agudo, margen entero, peciolo ligeramente ferrugíneos; estípulas pequeñas ovadas; superficie adaxial con indumento esparcido de tricomas multirradiados, a veces porrectos, superficie abaxial con indumento denso de tricomas rosulados o multirradiados, a veces estipitados; numerosas glándulas basilaminares en el lado adaxial (4–5), 2–4 nectarios extraflorales acropeciulares en el lado abaxial, ligeramente estipitados; 3–5-plinervada; inflorescencias péndulas terminales de 20–25 cm de longitud, címulas proximales y distales, regularmente esparcidas a lo largo del eje terete, con indumento espaciado de tricomas estrellados-multirradiados, flores pistiladas, pediceladas, con estilos libres, bifidos; flores estaminadas estipitadas, 30–48 estambres (Fig. 39).

Distribución y Hábitat— Predominante en bosques primarios montanos, vegetación secundaria, también encontrado en bordes de carreteras. Mayormente distribuida en la selva central, además de la selva de Cajamarca y San Martín entre los 2000–2600 (Fig. 40).

Material revisado: Cajamarca. Prov. San Ignacio: Dto. San José de Lourdes, Santo Tomas, bosque primario, 04°55'S, 78°50'W, 2270 m, 31 de octubre de 1995, *R. Vasquez, N. Jaramillo & R. Díaz* 2270 (USM); localidad de Selva Andina, bosque primario, 04°59'22"S, 78°53'3"W, 2020 m, *S. Flores & R. Vásquez* 292 (USM); Prov. Jaén: purmi sapa, miraflores, 1600–1800 m, 27 de Julio de 1979, *W. Llanon* 283 (USM). **San Martín.** Prov. Rioja: carretera Pedro Ruíz – Moyobamba, 5°50'S, 77°45'W, 2040–1910 m, *D. Smith* 4538 (AMA). **Pasco.** Prov. Oxapampa: Dto. Oxapampa, ca. Laguna San Alberto, pocos metros en sender al lado derecho de la carretera pasando la laguna viniendo de Oxapampa, cerca de la última toma de la hidroeléctrica, 10°32'49"W, 75°22'22"W, 2200 m, 12 de mayo del 2004, *R. Riina, R. Francis & C. Rojas* 1440 (WIS); Dto. Oxapampa, ca. Laguna San Alberto, borde izquierdo de la carretera pasando la laguna viniendo de Oxapampa, 10°32'53"S, 75°22'24"W, 2200 m, *R. Riina, R. Francis & C. Rojas* 1439 (WIS); Dto. Villa Rica, borde de la carretera camino al bosque de Schollet, 10°37'30" S, 75°17'49" W, 2291 m, 18 de noviembre del 2016, *M. Ore* 025 (USM, MA); Dto. Villa Rica, borde de la carretera camino al bosque de Schollet, ribereño, 10°38'24" S, 75°19'08" W, 2188 m, 18 de noviembre del 2016, *M. Ore* 022 (USM); valle del río San Alberto al este de Oxapampa, 10°34'S, 75°22'W, 2600 m, 25 de Julio de 1984, *D. Smith & A. Pretel* 8020 (MO); camino a la cumbre de la cordillera

Yanachaga Vía Río San Daniel, 10°23'S, 75°27'W, 2500 m, 17 de julio de 1984, *D. Smith, Alfredo & H. Böttlger* 7826 (AMAZ); valle del río San Alberto, este de Oxapampa, bosque primario, al oeste de las pendientes de la Cordillera Yanachaga, 10°34'S, 75°22'W, 2400 m, 7 de Julio del 1984, *D. Smith* 7657 (AMAZ); camino hacia la cumbre de la Cordillera Yanachaga vía Río San Daniel, 19°23'S, 75°27'W, 2400 m, 19 de julio de 1984, *D. Smith, Alfredo & H. Böttlger* 7916 (AMAZ); Dtto. Oxapampa, San Alberto, 2050 m, *E. Meza* 825 (USM).

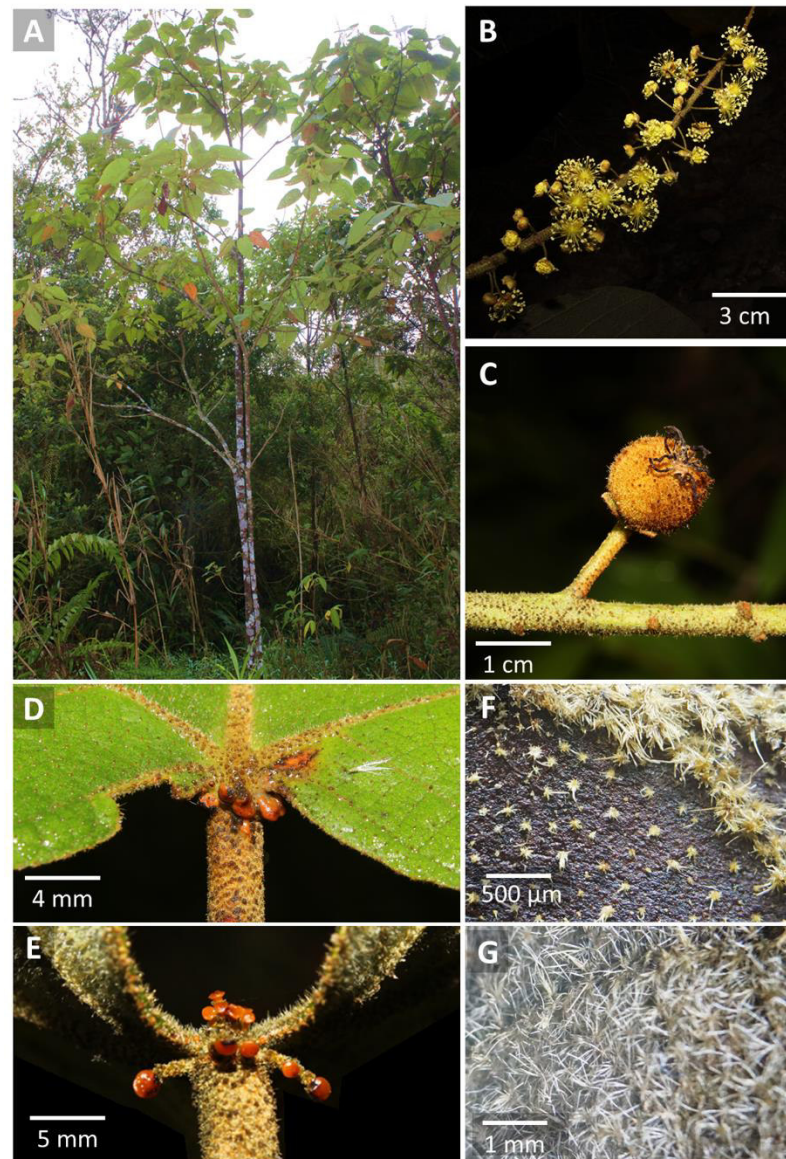


Figura 39. *Croton* sp. I. A. Hábito arbóreo de *Croton* sp. I. B. Inflorescencia masculina mostrando flores estaminadas más yemas. C. Fruto mostrando ramas estigmáticas. D. Nectarios extraflorales vistos desde la cara adaxial. E. Nectarios extraflorales vistos desde la cara abaxial. F. Indumento de tricomas rosulados esparcidos en la cara adaxial. G. Indumento de la cara abaxial. Fuente: A-G: *M. Ore* 022, *M. Ore* 023 (USM).

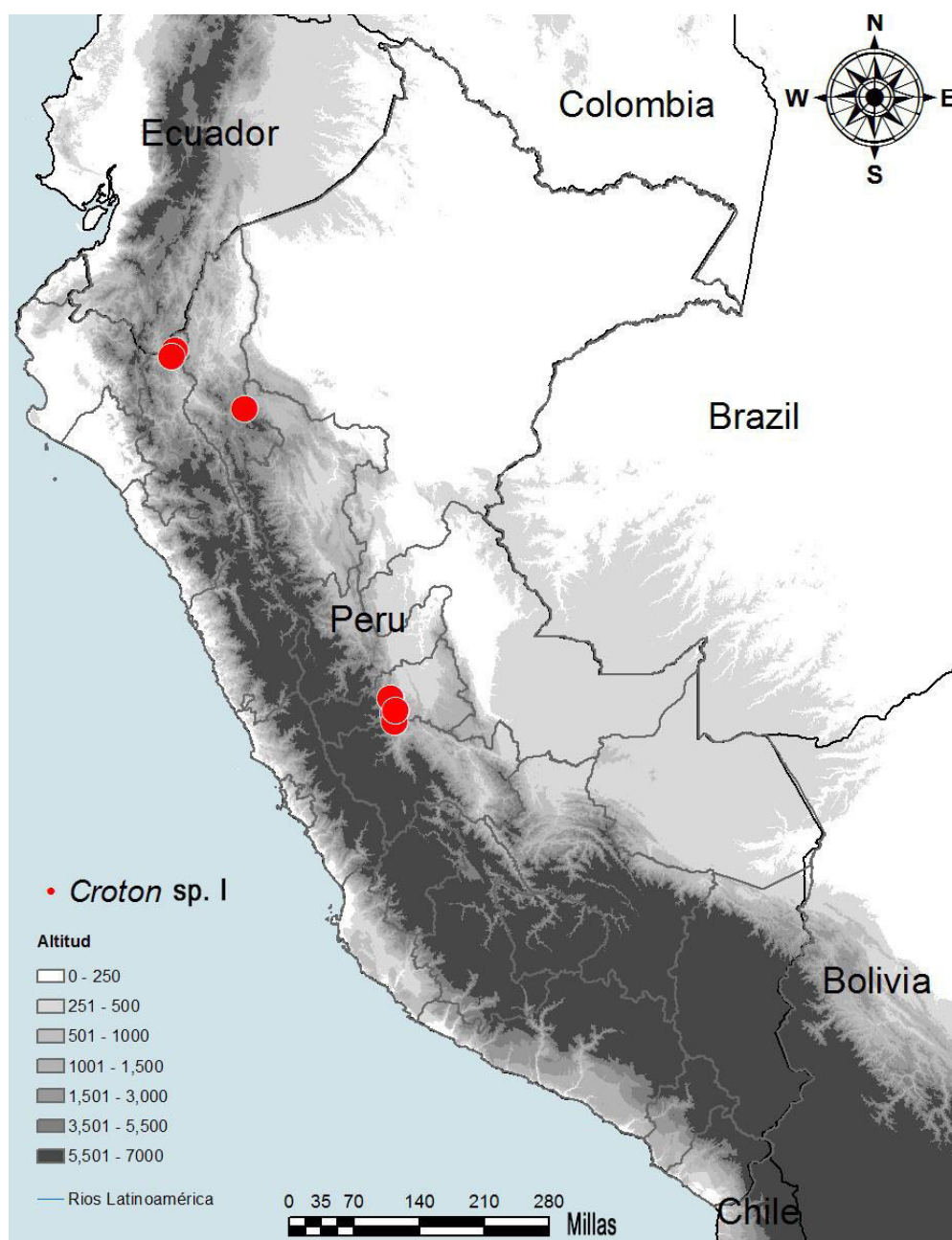


Figura 40. Distribución de la especie *Croton* sp. I en el Perú.

xx. *Croton* sp. II

Árbol monoico de 4 metros de alto; ramas con indumento denso de tricomas estrellados con umbo prominente; hojas alternas, margen entero con diminutos coléteres, acorazonadas, ápice acuminado a cuspidado, base cordada; color verde oliváceo cuando secas; 2 nectarios extraflorales, acropeciulares, pateliformes, con el estípite muy corto, curvados hacia cara abaxial y adaxial, 2 glándulas basilaminares ubicadas en superficie adaxial; estípulas interpeciulares, ramificadas, incisas, con coléteres en cada punta, indumento esparcido de tricomas estrellados; peciolo con indumento esparcido de tricomas estrellados; superficie adaxial con tricomas rosulados y fasciculados esparcidos, superficie abaxial con indumento abundante de tricomas estrellados y multirradiados con umbo prominente; venación palmado actinódroma perfecta reticulada, venas primarias y secundarias elevadas, densamente cubiertas con tricomas planos-rosulados y estrellados en lado adaxial, y planoss rosulado con umbo prominente en lado abaxial; inflorescencias terminales, erectas, címulas proximales y distales bisexuales a lo largo del eje, con brácteas tri-dentados en base de cada címula; indumento esparcido a abundante, tricomas estrellados; flores estaminadas con sépalos verdess oliváceo, ovados, valvados, dos venas principales en lado adaxial, ápice agudo, superficie abaxial con indumento abundante de tricomas estrellados con el umbo prominente, superficie adaxial glabra, glándulas en la base de la superficie adaxial; pétalso subulados, valvados, con 2 o 3 puntas, 1 glándula por punta, superficie abaxial con indumento abundante de tricomas estrellados, superficie adaxial glabra con tricomas pilosos en el margen; pedicelos con glándulas rojizas a lo largo; 15–16 a estambres, filamentos con una línea central notoria y glándulas rojizas a lo largo, anteras con glándulas oscuras; flores pistiladas, pediceladas, 5 pétalos reducidos, estrechos, ubicados entre sépalos; 5 sépalos lanceolados, valvados, ápice agudo, superficie abaxial con indumento denso de tricomas estrellados y multirradiados, superficie adaxial glabra, ovario densamente cubierto con tricomas estrellados y ligeramente estrellados-

estipitados, presenta pequeñas glándulas semejantes a puntuaciones; 3 estilos bífidos, 6 ramas estigmáticas (Fig. 41).

Distribución y Hábitat— Predominante en vegetación secundaria, también encontrado en bordes de carreteras y cultivado. Mayormente distribuida en los departamentos de Cusco y Madre de Dios entre los 200–500 m (Fig. 42).

Material revisado— **Cusco.** Prov. Paucartambo, Dtto. Kosñipata, Atalaya, 12°53'21"S, 71°21'29"W, 505 m, 13 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 151* (USM). **Madre de Dios.** Prov. Tambopata, Dtto. Inambari, carretera Interoceánica Sur, cerca del peaje Unión Progreso, 12°52'51"S, 69°46'18"W, 220 m, 16 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 175* (USM); Santuario Nacional Pampas del Heath, Rio Heath. Bosque de rivera, 12°39'23"S, 68°44'13"W, 210 m, 22 de mayo de 1996, *M. Aguilar & D. Castro 769* (USM).

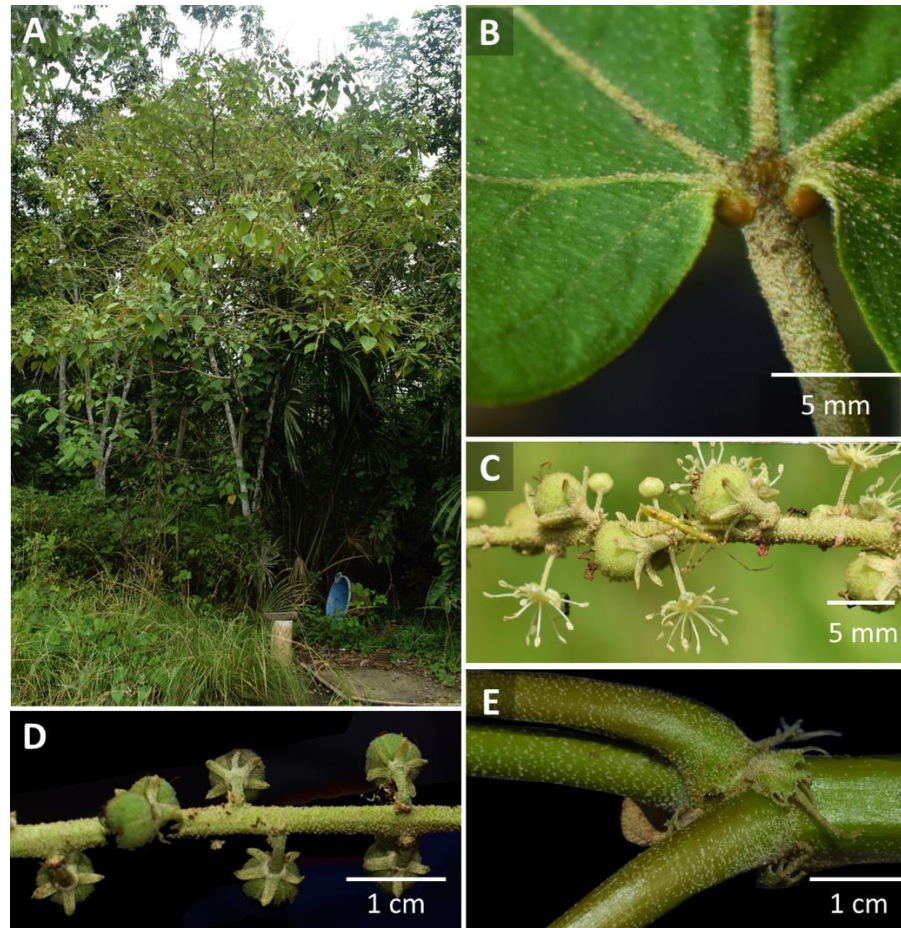


Figura 41. *Croton* sp. II A. Porte arbóreo mostrando inflorescencias péndulas. B. glándulas acropeciolas dispuestas hacia lado adaxial. C. Címulas bisexuales mostrando flores estaminadas y pistiladas. D. Frutos. E. Estípula foliar con margen irregularmente disectado.

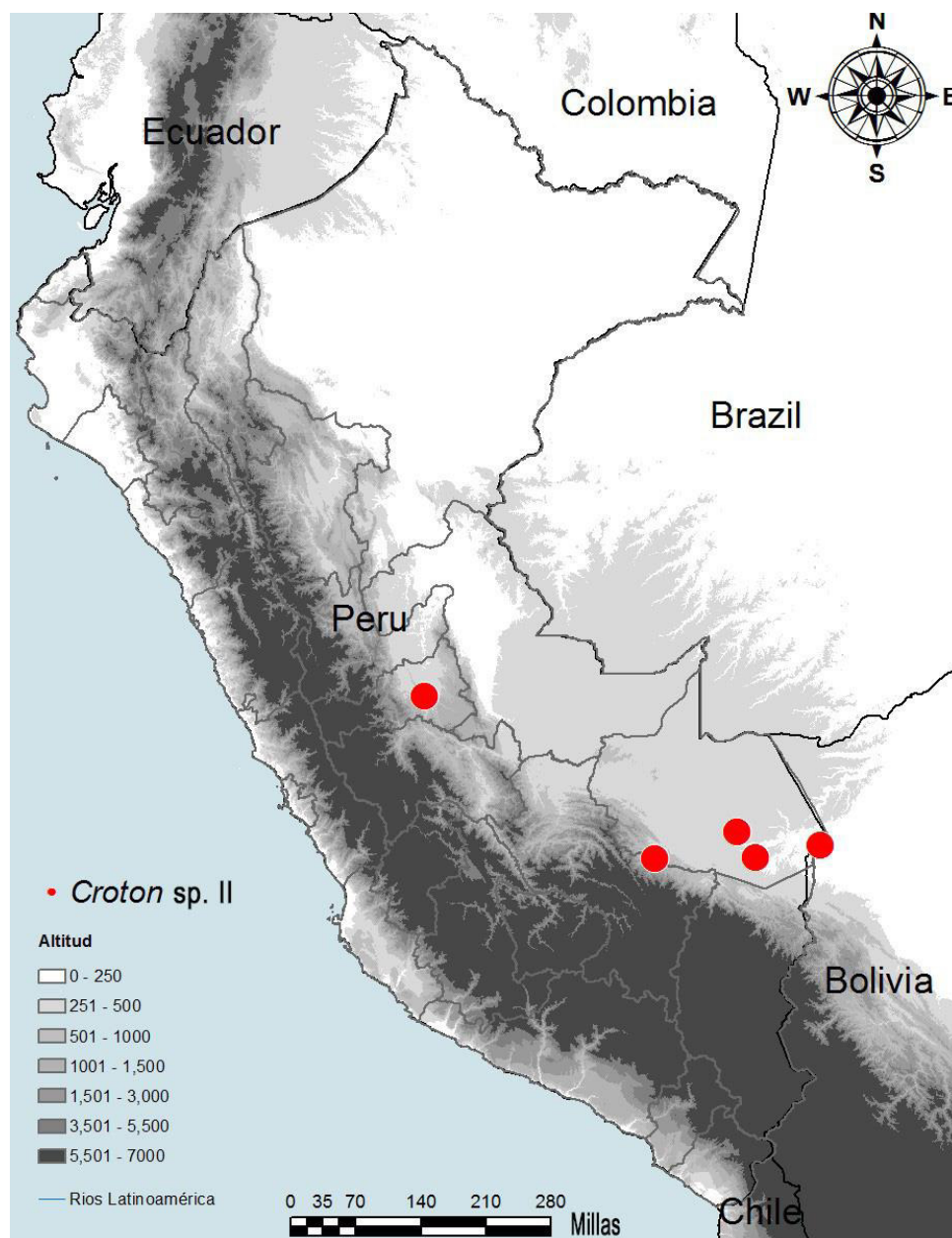


Figura 42. Distribución de la especie *Croton* sp. II en el Perú.

xxi. *Croton* sp. III

Árbol monoico, 5–8 m de alto; ramas jóvenes con indumento esparcido de tricomas rosulados porrectos; hojas alternas acorazonadas, base cordada, ápice agudo, margen entero a ligeramente serrulado con coléteres pequeños; estípulas pequeñas, auriculares, coléteres en las puntas; superficie adaxial con indumento esparcido de tricomas estrellados-porrectos y rosulados-porrectos (<0.25 mm long.), superficie abaxial con indumento esparcido de tricomas multirradiados planos (radios >0.5mm long); 2 glándulas acropeciolas en lado adaxial; 3–5-plinervada; inflorescencias péndulas terminales de 20–40 cm de longitud, címulas bisexuales proximales y distales, regularmente esparcidas a lo largo del eje, con indumento espaciado de tricomas rosulados, flores pistiladas cortamente pediceladas, sépalos ligeramente espatulados, estilos libres, bífidos; flores estaminadas estipitadas, 16–17 estambres (Fig. 43).

Distribución y Hábitat— Distribuida solo en los departamentos de San Martín y Madre de Dios, en vegetación secundaria o áreas alteradas entre 145 – 265 m 145 m de altitud (Fig. 44).

Material revisado— **San Martín**, Prov. Tarapoto, Barranquita, Cerca del Río Caynarachi, cerca a poblado, 6°17'29"S, 76°4'3"W, 145 m, 24 de enero del 2018, *M. Ore & P. Ushiñahua 197* (USM). **Madre de Dios**, Prov. Tambopata, Dtto. Inambari, carretera Interoceánica Sur, cerca a carretera a San Juan Grande, borde de carretera 12°54'53"S, 70°11'59"W, 265 m, 16 de enero del 2018, *Ore M. & D. Devile 180* (USM).

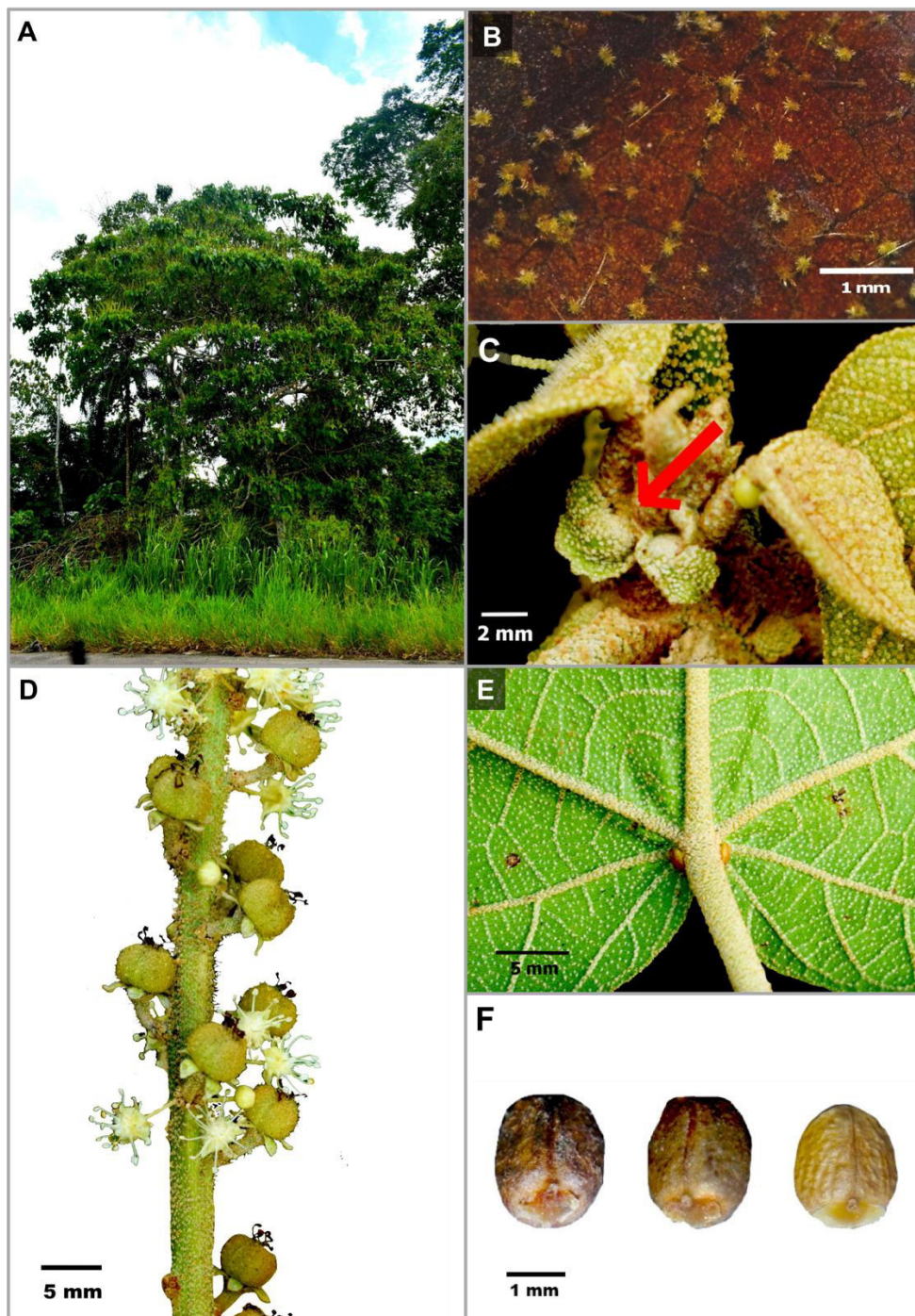


Figura 43. *Croton* sp. III. A. Árbol de *Croton* sp. III, presente al borde de carreteras. B. Tricomas fasciculados de la cara adaxial. C. Estípulas orbiculares. D. Inflorescencia mostrando címulas bisexuales. E. Glándulas acropetiales sentadas ubicadas en cara abaxial. F. Semillas. Fotos: A: Ore & Deville 180; C, E-F: Ore & Ushiñahua 201, D, G: Ore & Ushiñahua 197.

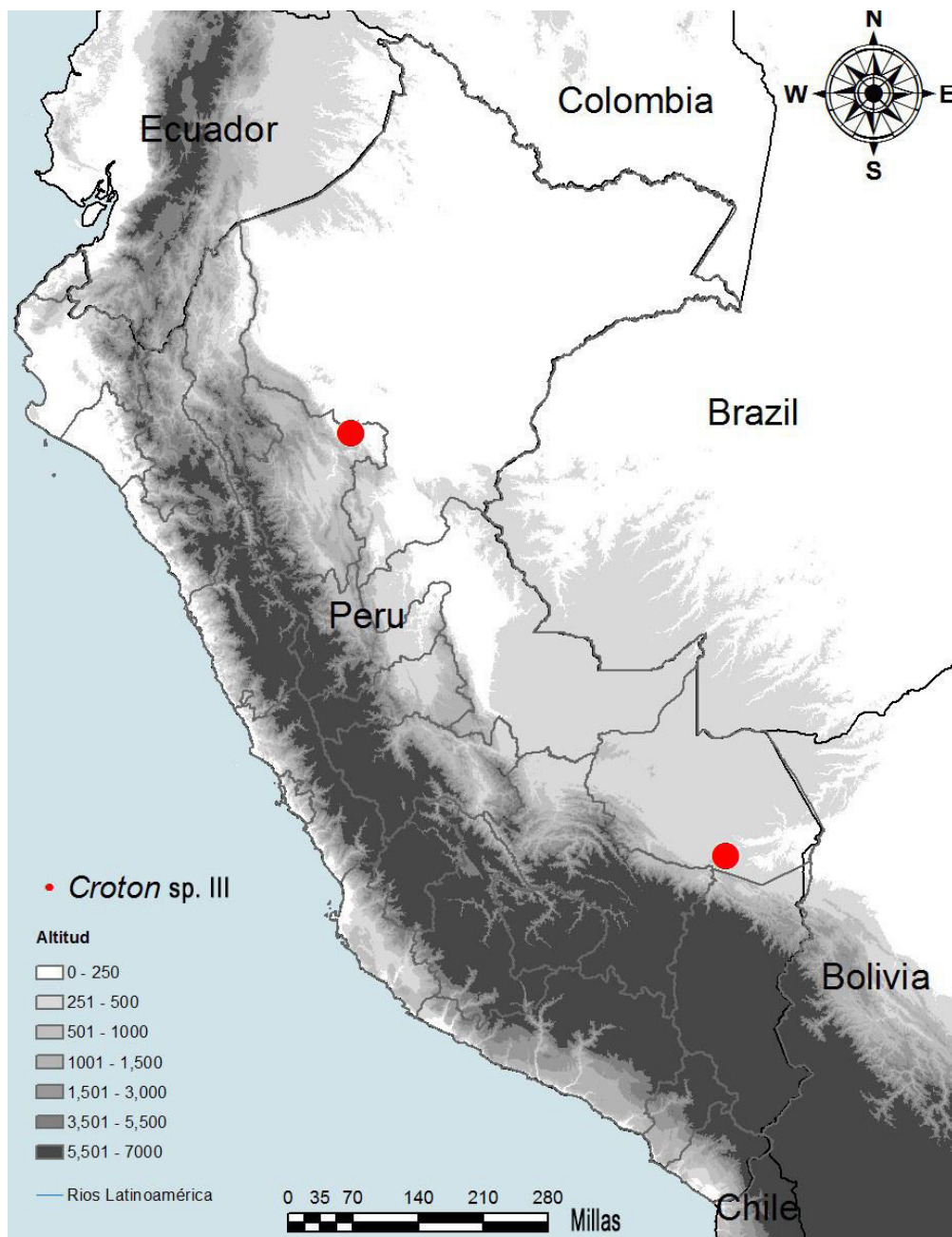


Figura 44. Distribución de *Croton sp. III* en el Perú.

xxii. *Croton* sp. IV

Árbol monoico, 8-37 m de alto; ramas jóvenes con indumento esparcido de tricomas rosulados a multirradiados, a veces porrectos; hojas alternas acorazonadas, base cordada a redondeada, ápice agudo, margen entero, peciolo ligeramente ferrugíneos; estípulas pequeñas ovadas; superficie adaxial con indumento esparcido de tricomas multirradiados, a veces porrectos, superficie abaxial con indumento denso de tricomas rosulados o multirradiados, a veces estipitados; numerosas glándulas acropetiolares, sésiles, en el lado adaxial (4–5), glándulas acropetiolares en el lado abaxial (2–4), ligeramente estipitadas; 3–5-plinervada; inflorescencias péndulas terminales de 20–25 cm de longitud, cimas proximales y distales, regularmente esparcidas a lo largo del eje terete, con indumento espaciado de tricomas estrellados-multirradiados, flores pistiladas pediceladas con estilos libres, bifidos; flores estaminadas estipitadas, 30–48 estambres (Fig. 45).

Distribución y Hábitat— Bosques montanos de Amazonas y Cusco entre los 1200–1400 m de altitud (Fig. 46).

Material revisado— **Amazonas.** Prov. Utcubamba, carretera Lonya Grande - Carachupa, ca. 18 km de Lonya Grande, Río Gramalote, 06°09'08"S, 78°20'56"W, 1230 m, 21 de mayo del 2004, *R. Riina & J. Campos 1475* (MA, USM); Prov. Luya, Campo Redondo, Carretera Lonya Grande - Carachupa, ca 33 Km de Lonya Grande, Río Santa Rosa del viaje, 1220 m, *R. Riina & J. Campos 1476* (USM). **Cusco.** Prov. Paucartambo, Dto. Kosñipata, carretera Challabamba - Pillcopata., 13°3'34"S, 71°33'3", 1434 m, 14 de enero del 2018, *M. Ore & D. Deville 166* (USM);

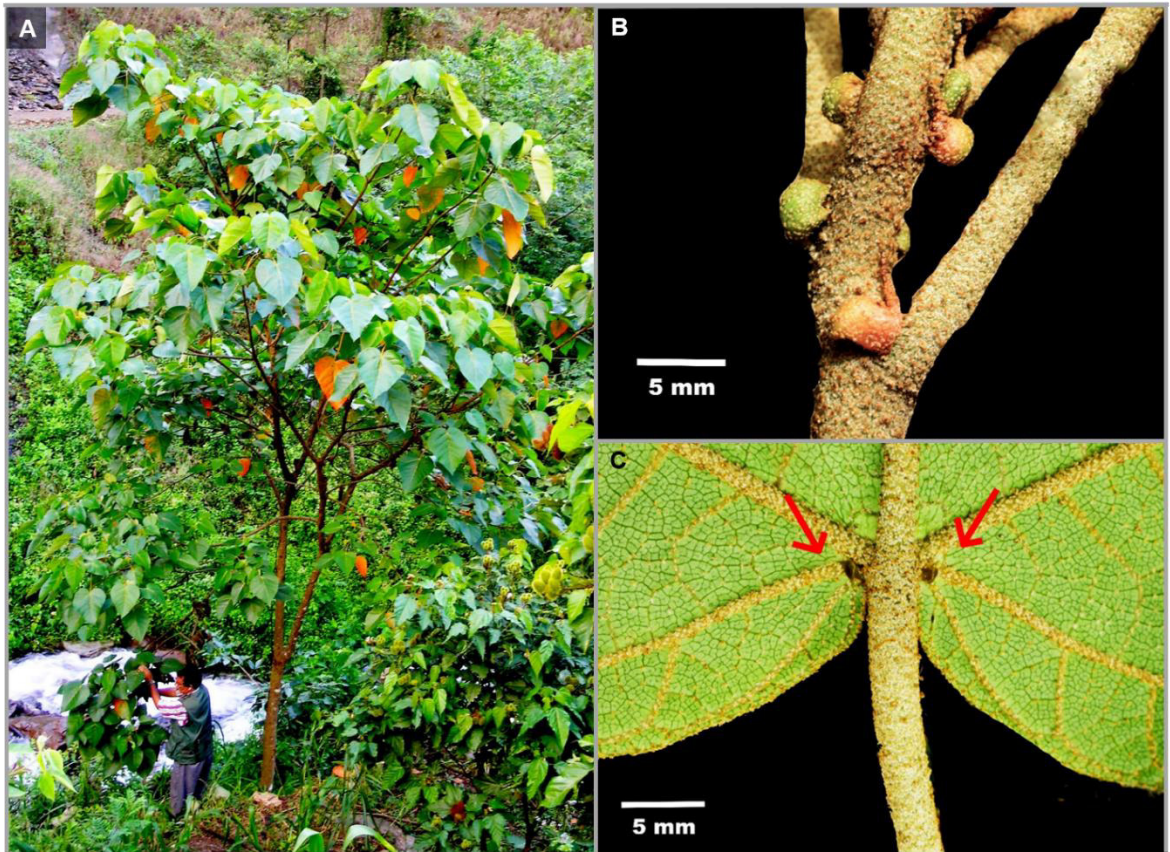
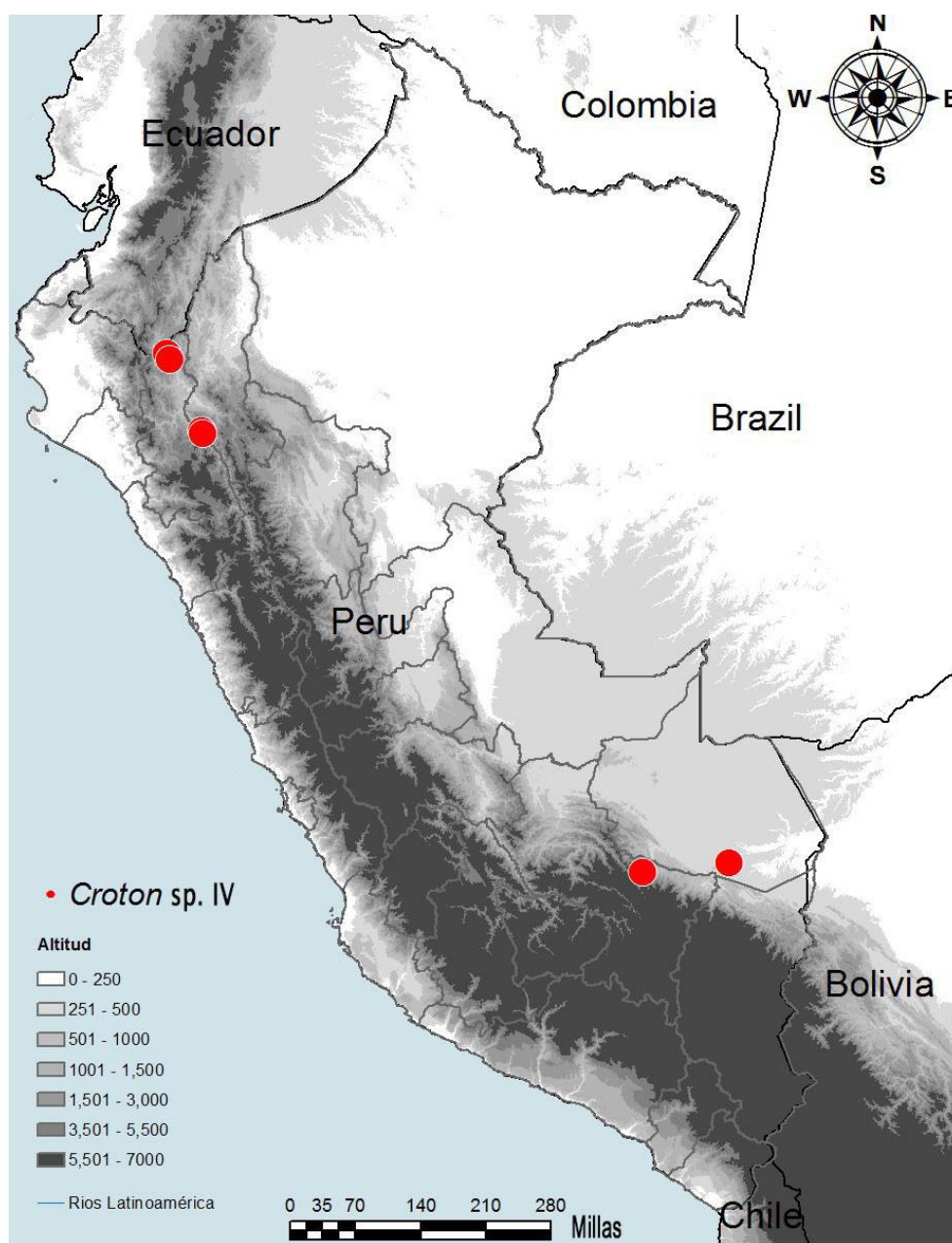


Figura 45. *Croton* sp. IV. A. Árbol al borde de quebrada. B. Estípulas intrapeciolares ariñonadas. C. Glándulas acropeciolas cortas estipitadas, en el lado abaxial de la hoja. Fotos: A. *Riina & Campos 1475*, B-C: *Ore & Deville 166*.



.Figura 46. Distribución de *Croton* sp. IV en el Perú.

5.2.1.5. Sección *Eluteria*

xxiii. *Croton schiedeana* Schldtl.

Croton schiedeana Schldtl. Linnae 19: 243. 1847. — TIPO: MÉXICO, entre San Antonio y Misantla, región cálida, marzo de 1829, *Schiede, C. J. W, s.n.* (holotipo HAL). *Croton perobtus* Lundell. Phytologia 1 (12): 405. 1940. — TIPO: MÉXICO. Tabasco, in advanced forest at La Palma, near Balancán, 16 de junio de 1939, *E. Matuda 3327* (holotipo MICH.)

Árbol monoico, 5–15 m de alto; ramas jóvenes con indumento esparcido de tricomas lepidoto o estrellado; generalmente presentan coléteres; hojas alternas oblongas a ligeramente oblanceoladas, base aguda, ápice redondeada, margen serrado a ligeramente crenado; estípulas decíduas; superficie adaxial y abaxial con indumento esparcido de tricomas lepidotos; 2 glándulas acropeciolas; venación pinnada; numerosas inflorescencias péndulas, axilares, cortas (5–10 cm), címulas proximales y distales bisexuales, regularmente esparcidas a lo largo del eje terete, con brácteas lanceoladas; flores pistiladas pediceladas (2–2.5 mm) con estilos libres, multífidos; flores estaminadas cortamente pediceladas.

Distribución y Hábitat— Distribuida en bosques primarios y secundarios, al borde de carreteras o bordes de ríos, en los departamentos de Loreto, Madre de Dios, San Martín y Tumbes entre los 130–500 m de altitud. También distribuida en Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guyana Francesa, Guyana, México, Panamá, Surinam y Venezuela (Fig. 47).

Material revisado— **Loreto**, Prov. Maynas, Dto. Iquitos, Carretera de St. Tomás frente a granja “Chaparral”, 130m, 23 de mayo de 1984, *M. Rimachi 7485* (USM); Carretera a través del río Itaya, 4°20'0"S, 72°30'0"W, 130m, 12 de octubre de 1980, *A. Gentry, R. Vasquez, N. Jaramillo & M. Horna 30017* (USM); Comunidad Nativa Soledad, 5°40'18"S 76°37'28"W, 5 de noviembre de 2007, *G. Odonne 494* (USM). **Madre de Dios**: Río Heath: Santuario Nacional de las pampas del Heath, 12°57'0"S, 68°53'0"W, 200m, 18 de junio de 1992, *J. Albán & R. Foster 7187* (USM). **San Martín**, prov. San Martín, Dto. Chazuta, bosques cerca a Chazuta, 6°36'0"S, 76°11'0"W, 300m, 5 de abril de 1986, *S. Knapp & J. Mallet 7012* (USM, MO); colinas cerca a Chazuta, 6°36'0"S, 76°11'0"W, 300-400m, 18 de mayo de 1986, *S. Knapp & P. Alcor 7312* (USM, MO); **Tumbes**, Prov. Zarumilla, Matapalo, Zona el "El Caucho-Campo Verde". Parcela "E"

Evaluación permanente, 3°50'29"S, 80°15'30"W, 500 m, 13 de febrero de 1993, C. Díaz, H. Osores, M. Romero, M. Carero, R. Ocaña, A. Grandez, H. Díaz & D. Díaz 6409 (USM); 700m, 19 de enero de 1995, C. Díaz, H. Osores, R. Figari, D. Díaz, D. Castañeda & A. Peña 7433 (USM).

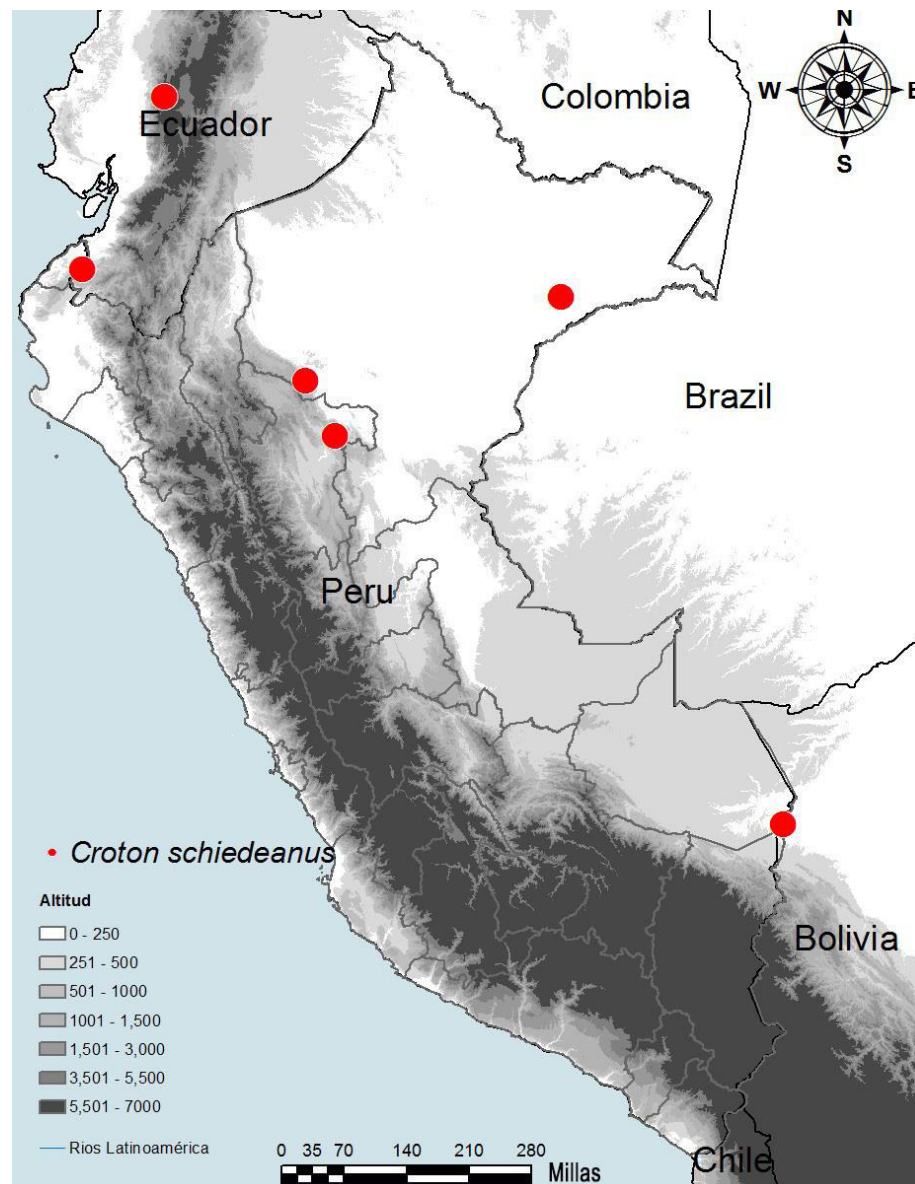


Figura 47. Distribución de *Croton schiedeana* perteneciente a la sección *Eluteria* en el Perú.

5.2.1.6. Sección *Luntia*

xxiv. *Croton matourensis* Aubl.

Croton matourensis Aubl. Histoire des Plantes de la Guiane Française 2: 879. 1775.

— Tipo: French Guiana, en la isla de Caienne, y en las orillas de los ríos de Guyana, *Aubl s.n.* (holotipo: S)

Croton caryophyllus Benth. Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany. 6: 374. 1854. — TIPO: BRASIL. Diciembre de 1850, *Spruce 1115* (sintipo M); Brasil, 1850–1851, *Spruce s.n.* (sintipo G-DC).

Croton kavanayensis Steyermark. Fieldiana, Botany 28: 313. 1952 — TIPO: VENEZUELA. Quebrada P-par-má, between Santa Teresita de Kavanayén and Río Pacairo (tributary of Río Mouak), state of Bolívar, 1065-1220 m, 20–21 de noviembre de 1944, *J. Steyermark 60386* (holotipo F).

Croton matourensis var. *benthamianus* Müll Arg. Linnaea 34: 95. 1865. — TIPO: BRASIL. Prov. río Negro prope Barra, *R. Spruce 2* (isotipo K; isotipo NY).

Croton matourensis var. *poepigianus* Müll Arg. Linnaea 34: 95. 1865 — TIPO: BRASIL. In regione superiore fluminis Amazonum, *Poepp 2130* (holotipo B).

Croton pakaraimae Jablonski. — Memoirs of the New York Botanical Garden 12: 159. 1965. TIPO: GUYANA BRITÁNICA. Kopinang Savanna, Pakaraima mountains, 900 m, 30 de agosto de 1961, *B. Maguire, C. Maguire & G. Wilson-Brwne 46023A* (holotipo NY).

Árbol que llega a los 15 m, ramas cubiertas de escamas doradas, hojas alternas con margen entero, estípulas a veces reducidas a glándulas, glándulas basilaminares sésiles ubicado en superficie abaxial, presencia de coléteres en el margen de las hojas; indumento muy denso en superficie abaxial cubierto de tricomas lepidotos subenteros, indumento esparcido en superficie adaxial de tricomas fasciculados y multirradiados; sépalos valvados ovados, estilos unidos, bifidos (Fig. 48).

Distribución y Hábitat— Bosques subtropicales primarios, también en áreas alteradas. Distribuido en la selva de Amazonas, Loreto, Madre de Dios y Huánuco entre los 100–

500 m de altitud. También distribuida en Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador y Venezuela (Fig. 49).

Material revisado— Amazonas: Prov. Bagua, Dpto. Imaza, Yamayakat, 4°55'0"S, 78°19'0"W, 320m, 18 de enero de 1996, *N. Jaramillo, M. Jaramillo & E. Dekentai* 912 (USM). **Huánuco:** Prov. Pachitea, Dpto. Leoncio Prado, 220m, 26 de noviembre de 1963, *R. Lao* 97 (USM); Dpto. Leoncio Prado, 220m, 18 de diciembre de 1963, *R. Lao* 117 (USM). **Loreto:** Prov. Putumayo, Dpto. Putumayo, Quebrada Bufeó, 2°19'50.2"S, 71°36'27.1"W, 90-145m, 5 de febrero de 2016, *M. Ríos, A. Barona, N. Pitman, L. Torres & C. Vriesendorp* 5231 (USM); Prov. Alto Amazonas, Andoas, Río Pastaza, 2°48'0"S 76°28'0"W 210m, 15 de agosto 1980, A. Gentry, R. Vasquez & N. Jaramillo 29764 (USM). **Madre de Dios:** prov. Manu, Estación Biológica Cocha Cashu, 11°53'0"S, 71°23'0"W, 350m, 5 de noviembre de 1986, *R. Foster* 12103 (USM).

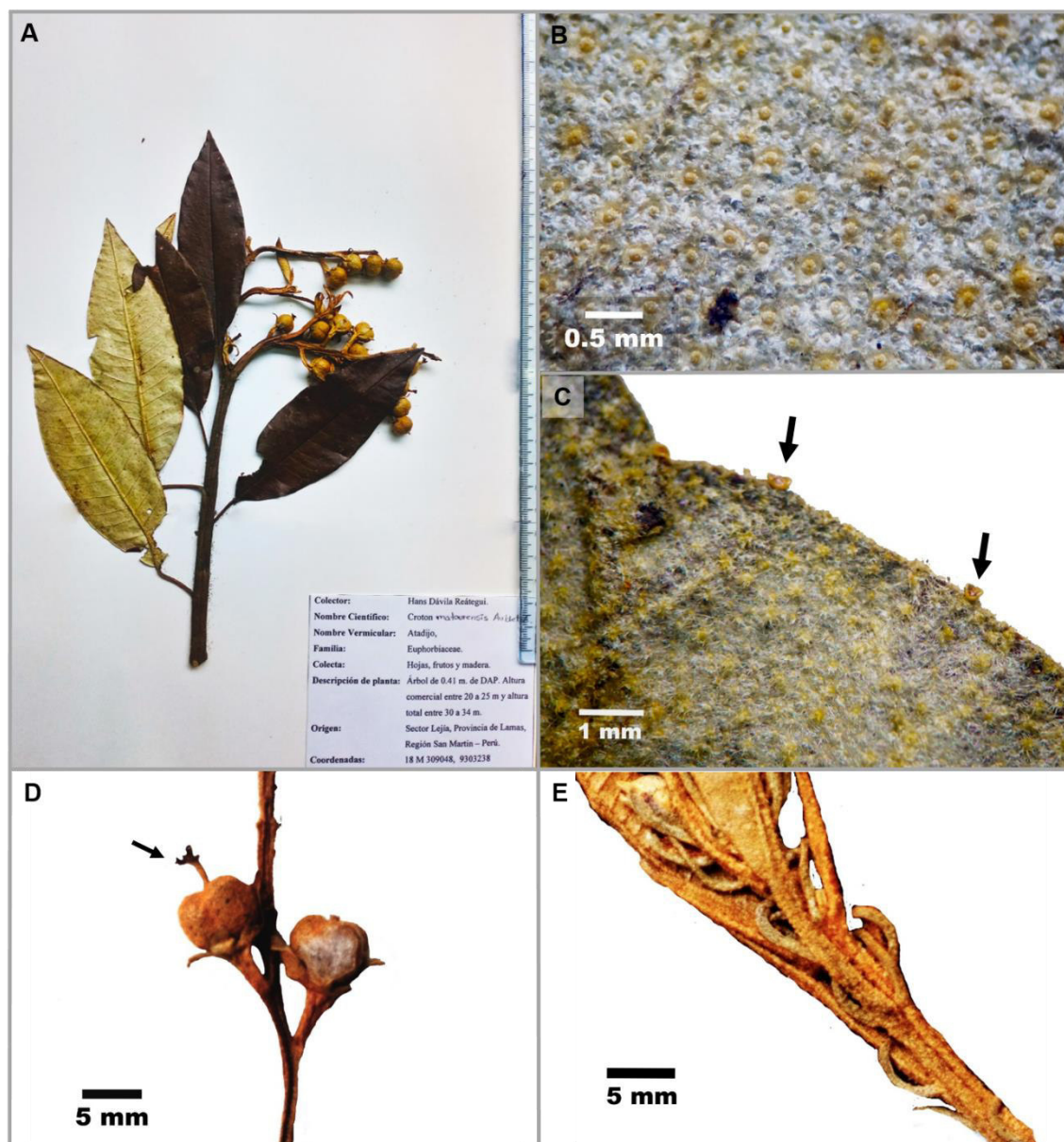


Figura 48. *Croton matourensis*. A. Imagen del voucher mostrando la disposición de la inflorescencia. B. Tricomas lepidotos en cara adaxial, con umbo prominente. C. Presencia de nectarios marginales señalados por flechas, tricomas en transición a lepidoto en cara abaxial. D. Fruto mostrando los estilos unidos en la base (columna estilar). E. Presencia de numerosas estípulas lanceoladas. Fuente: A: Dávila s.n. C: Jaramillo 912, D: Lao 98, B, E: Foster 12103.

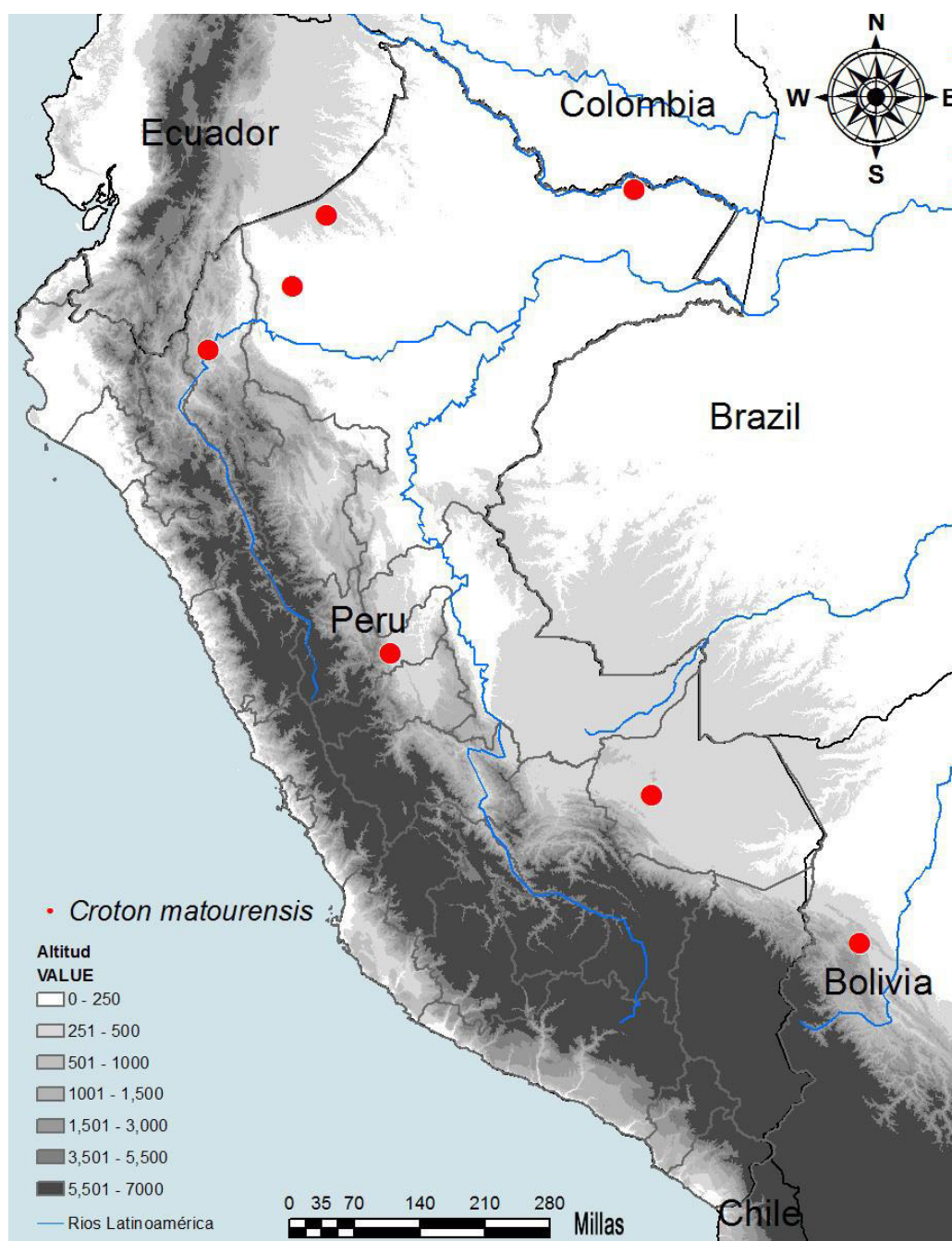


Figura 49. Distribución *Croton matourensis* Aubl (secc. Luntia) en el Perú y Bolivia.

xxv. *Croton huitotorum* Croizat

Croton huitotorum Croizat. *Caldasia*, 3: 9. 1944. — TIPO: PERÚ: Loreto, Florida, Río Putumayo, boca del río Zubineta, 180 m, *Klug 2149* (G, US); Bajo río Nanay, *Williams 644*, Iquitos, 120 m, *Williams 7979*.

Árbol perenne, que llega hasta los 7 m de altura, presenta hojas que se tornan anarajandas cuando maduran, olor muy astringente, hojas alternas con margen entero a ligeramente aserrado (5–17 x 2–12 cm), a veces palmatipartidas, 8–12 pares de venas, hojas adultas con escaso indumento de tricomas estrellados–estipitados; nectarios extraflorales, acropeciulares, sentados, ubicados en el lado abaxial (0.7–1 mm), glándulas sentadas sobre las superficies adaxial y abaxial, a lo largo de las venaciones secundarias; estípulas no notorias; racimo de inflorescencias terminales con címulas bisexuales en toda la inflorescencia (≤ 40 cm), brácteas lanceoladas; flores pistiladas con sépalos imbrincados reduplicados, estilos multífidos (10–12 ramas estigmáticas, delgados); flores estaminadas, sépalos imbrincados, reduplicados, ~10 estambres, base del filamento no ensanchado; látex rojizo.

Distribución y Hábitat— Bosques tropicales, también ubicada en áreas alteradas de la selva de Loreto alrededor de los 100 m de altitud (Fig. 51).

Material revisado— **Loreto:** Prov. Iquitos, 100m, 2 de agosto de 1929, *Killip, E., Smith, A. 26910* (F); Dtto. Moronacocha, cerca a lago, *Mexia I. 6512* (F), Prov. Florida, Río Putumayo, boca del río Zubineta, mayo de 1931, *Klug G. 2149* (US).

xxvi. *Croton palanostigma* Klotzsch

Croton palanostigma Klotzsch. London Journal of Botany 2:48. 1843. — TIPO: GUYANA: British Guiana, On the river Padawire, 1994, *Schomburgk 1008* (lectotipo, designado por Croizat in *Caldasia* 3(11): 8. 1944: A; isoelectotipos F, G); Brasil, in *sylvis Japurensibus*, provincia R. N. Tapura Woods, *Martius, C.F.P. s.n.* (sintipo M, F).

Croton benthamianus Müll Arg. Flora Brasiliensis 11(2): 105. 1873.

Árbol perenne, que llega hasta los 18 m de altura, presenta hojas que se tornan anarajandas cuando maduran, olor muy astringente, hojas alternas con margen entero a ligeramente aserrado, coléteres en margen de las hojas, a veces palmatipartida, tricomas estrellados en cara adaxial y abaxial; nectarios extraflorales, acropeciulares, sentados, ubicados en el lado abaxial, glándulas sentadas a lo largo de las superficie adaxial y abaxial, sobre venas secundarias; inflorescencias hasta 20 cm de longitud, terminales, con címulas bisexuales dispersas a lo largo de la inflorescencia, flores pistiladas con sépalos imbrincados, reduplicados, estilos multifidos (33–36 ramas estigmáticas); flores estaminadas con sépalos imbrincados, reduplicados, ~ 10 estambres, filamento de la antera con la base ensanchada; látex rojizo (Fig. 50).

Distribución y Hábitat— Vegetación secundaria y ambientes perturbados en bordes de caminos y carreteras. Ubicado en la selva oriental y central de Perú entre 100–500 m de altitud (Herbarios USM, MOL) También distribuido en Bolivia, Brasil, Guyana Francesa y Venezuela (Fig. 51).

Nombres vulgares— “sangre de grado”, “sangre de drago”, “sangre de dragón”, “pashña huachana”, “señora cara”, “topilla”, “shambo quiro” o “shambu kiru”, “uksa vakiru”, “chokilla” y “pucure” (Meza *et al.* 1999) “shanshoquiro” (*Schunke 8460; Rimachi 11909* (USM)).

Usos e importancia económica— Medicinal: Contra gastritis, úlceras (Sandoval *et al.* 2008), contra inflamación intestinal (Miller 2000), cáncer de pulmón, agente potencial anticancerígeno (Sandoval *et al.* 2002), capacidad antioxidante y efecto protector sobre

necrosis de mucosa gástrica por vía orogástrica (Sandoval *et al.* 1999, 2006), efectos clastogénicos/aneugénicos en células de médula ósea en ratones (Maistro 2013), así como también se da el uso del algodón humedecido con el látex es aplicado a la extracción dental para calmar dolor (Jones 2003). Corteza usada para lavados vaginales y evasión de concepción (*Schunke 14216* (USM)).

Material revisado— Material revisado: Loreto: Prov. Maynas, Mishana – Río Nanay, 3°55'0"S, 73°35'0"W, 130m, 25 de julio de 1984, Vásquez, R., Jaramillo, N., Criollo, G. 5412 (USM); Punchana – río Momón, 120m, 11 de junio de 1997, *Rimachi, M. 11909* (USM); carretera San Juan a Santa Clara, 100m, 3 de junio de 2004, *Riina, R., Ruiz, J. 1492* (USM); Dtto. Alto Nanay, Cerca a base Araguana, 9 de julio de 1976, *Gentry, A., Revilla, J. 16549* (USM); Cerca a Jeraro Herrera, 26 de abril de 1981, *Macrae, D. 76* (USM); prov. Iquitos, Dtto. Iquitos, Río Momón, 120m, 12 de mayo de 1978, *A. Gentry, F. Ayala, C. Díaz & N. Jaramillo 21741* (USM); Carretera a lago Quistococha, 100m, 3 de marzo de 1969, *T. Plowman 2579* (USM); Cerca a Versacilles, 100m, 25 de febrero de 1969, *T. Plowman 2569* (USM); Carretera de Peña Ne, 150m, 16 de febrero de 1984, *M. Rimachi 7382* (USM); Dtto. Las Amazonas, 3°20'0"S, 72°55'0"W, 100-140m, 2 de marzo de 1991, *J. Pipoli, R. Vasquez, N. Jaramillo, C. Grandez, J. Ruiz & R. Ortiz 14028* (USM), Prov. Requena, Jenaro Herrera, 4°55'0"S 73°50'0"W, 140m, 14 de julio de 1980, *R. Vasquez, N. Jaramillo & L. Mori 257* (USM). **Madre de Dios:** Prov. Tambopata, Dtto. Las Piedras, Río Amigo, antes de la Boca Río Amiguillos, 12°28'11.7"S, 70°13'53.7"W, 240m, 29 de marzo de 2001, *H. Beltran, F. Vargas & M. Yombato 4007* (USM). **San Martín:** Prov. Mariscal Cáceres, Dtto. Tocache Nuevo, Quebrada Cachiyacu, 500-600m, 11 de mayo de 1975, *J. Schunke 8460* (USM); Prov. Tocache, Dist Tocache, Quebrada Pucayacu, cerca de la chacra del Sr. Pastor Gonzales., 400m, 18 de enero de 1986, *J. Schunke 14216* (USM); Carretera Palo Blanco, 8°15'0"S 76°31'0"W, 510m, 16 de diciembre de 1981, *T. Plowman 11426* (USM). **Ucayali:** Prov. Coronel Portillo, 80 Km aproximadamente al SE de Pucallpa, 500m, 22 de enero del 2001, *J. Roque 2427* (USM).

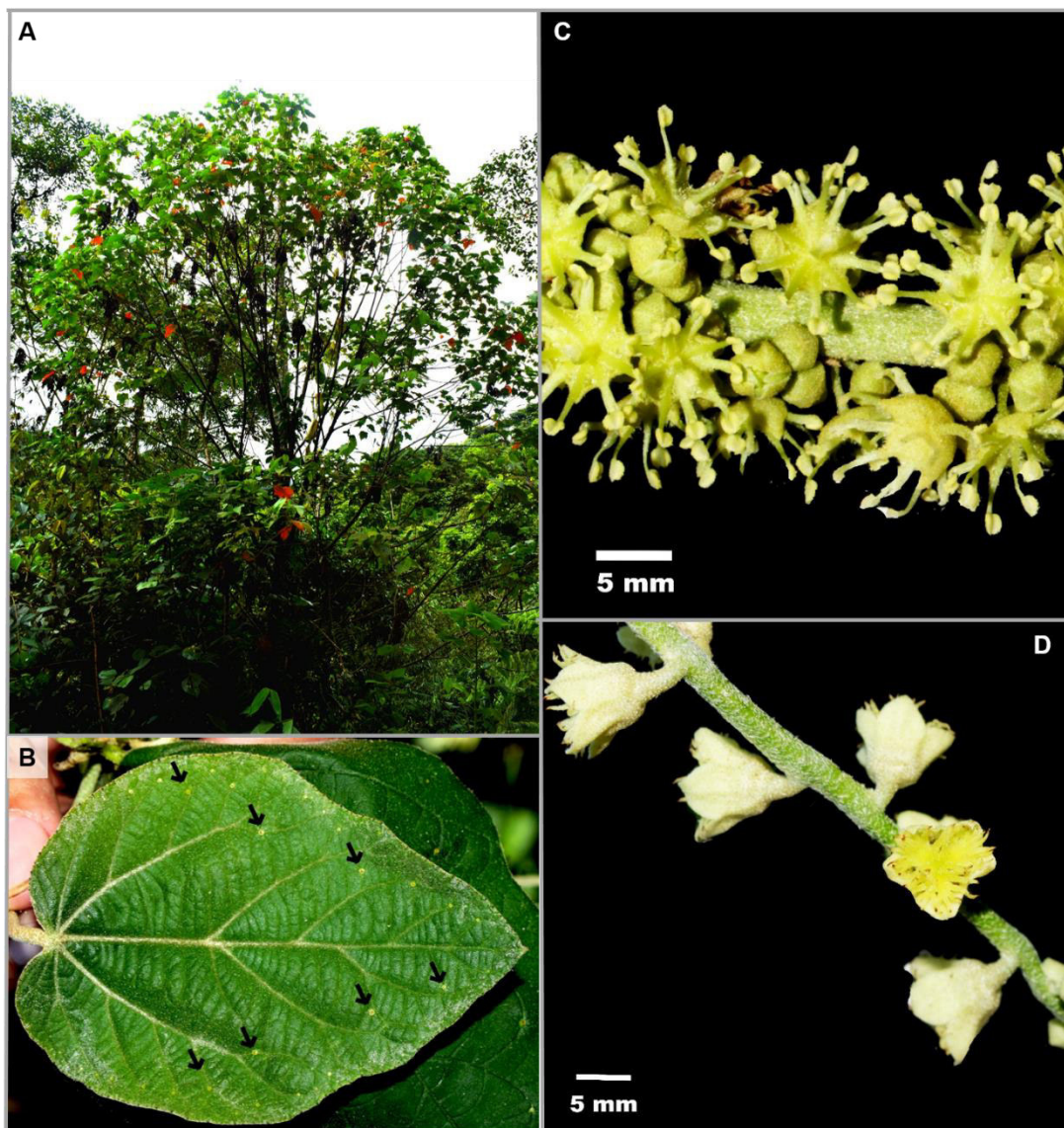


Figura 50. *Croton palanostigma*. A. Árbol mostrando el cambio de color de las hojas a anaranjadas cuando adultas. B. Hoja acorazonada con glándulas nectaríferas a lo largo de la superficie adaxial señaladas por flechas negras. C. Inflorescencia masculina mostrando flores estaminadas. D. Flores pistiladas con estigmas con varias ramas estigmáticas y sépalos reduplicados. Fuente: A–D: Ore & Torres 064.

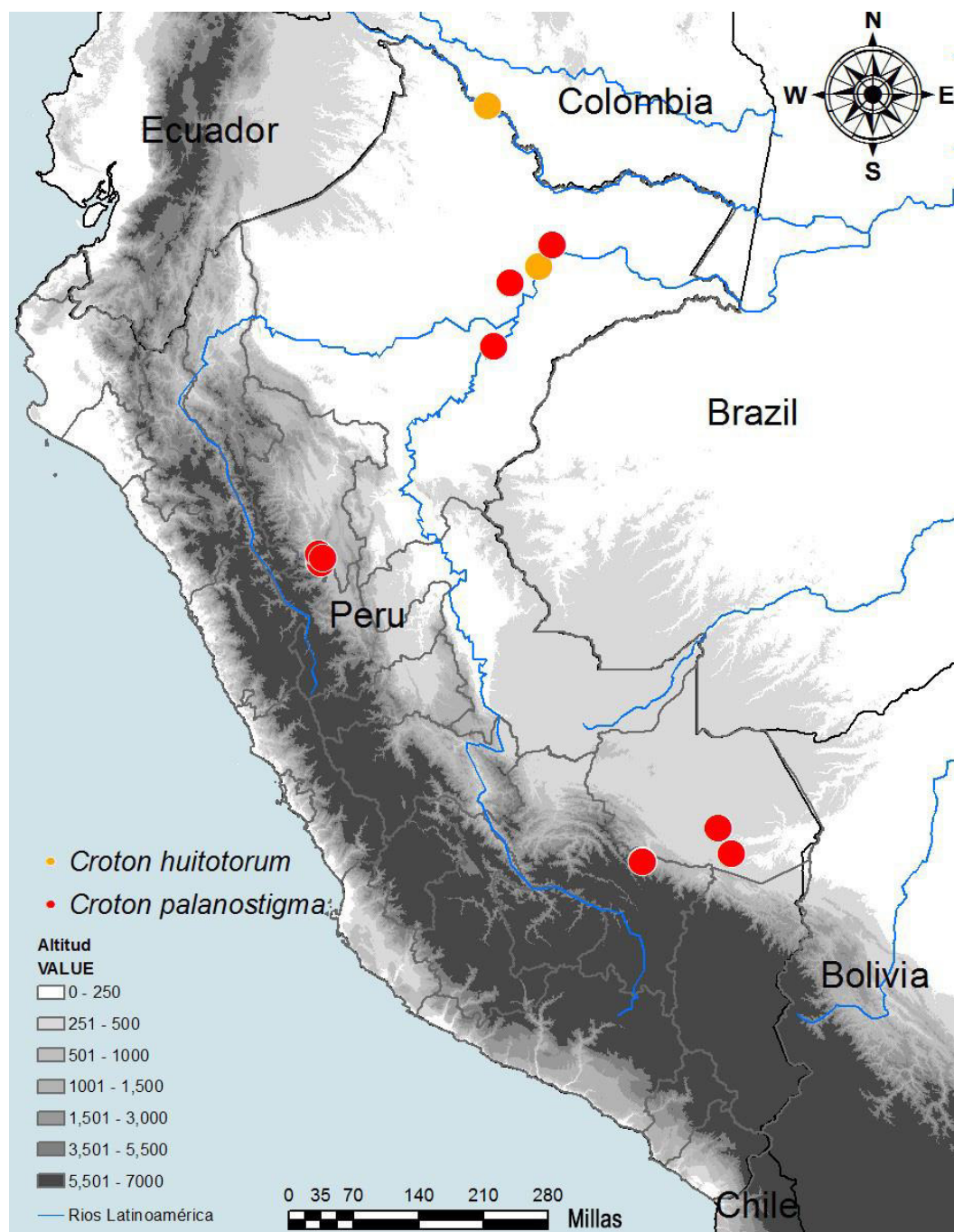


Figura 51. Distribución de la especie *C. huitotorum* (círculos anaranjados) y *C. palanostigma* (círculos rojos) pertenecientes a la sección *Luntia* en el Perú.

5.2.1.7. Sección *Pachypodi*

xxvii. *Croton maasii* Riina & P.E. Berry

Croton maasii Riina & P. E. Berry. *Blumea* 56: 146–148. 2011. — TIPO: BRASIL. Acre, Cruzeiro do Sul, Estrada Alemanha, 7 de mayo de 1971, *P. Maas, K. Kubitzki W. Steward, J. Ramos, W. Pinheiro & J. Lima* 12775 (holotipo NY; isotipo MICH).

Árbol monoico que llega hasta los 6 m de altura; hojas alternas, elípticas, ápice agudo, a veces ligeramente acuminado, base aguda, margen entero, con presencia de coléteres; estípulas lineares–lanceoladas; nectarios extraflorales pateliformes, sésiles, ubicados en el lado adaxial; inflorescencias terminales y axilares, erectas, largas (hasta 10–20 cm); flores estaminadas lepidotas, receptáculo piloso, 9 estambres; flores pistiladas, sépalos valvados, triangulares, densamente lepidoto en superficie abaxial, pétalos ausentes o muy reducidos a un filamento con glándula apical, ovario dorado densamente lepidoto; cápsulas globosas².

Distribución y Hábitat— Distribuida en bosques primarios de Loreto en tierra firme entre los 120–150 m de altitud. También distribuida al oeste de la amazonía de Brasil (Fig. 53).

Material revisado— **Loreto**, Prov. Maynas, Dto. Fernando Lores, caserío Constancia (Quebrada Tamshiyacu), 4°8'0"S, 72°55'0"W, 120–130 m, 8 de mayo de 1991, *A. Grandez, J. Ruiz & J. Jaramillo* 2532 (COL, MO); Prov. Mariscal Cáceres Castilla, río Yaraví Mirín, sitio 2; Quebrada Buenavista, 4°50'4"S, 72°23'25"W, 90–150 m, 1 de abril del 2003, *H. Beltrán, R. Foster, N. Pitman, N. García, C. Vriesenorp & M. Huite* 5471 (USM).

² Descripción basada la descripción original (Riina & Berry, 2011), debido a falta de especímenes depositadas en herbarios.

xxviii. *Croton pachypodus* G.L. Webster

Croton pachypodus G.L. Webster. Annals of the Missouri Botanical Garden 75(3): 1119. 1998. — TIPO: PANAMÁ. San Blas, Km 8 de la carretera El Cartí, 9°19' N, 78°55' W, 350 m, 1 de octubre de 1984, *Nevers & Herrera 3980* (holotipo: MO, isotipos DAV, F).

Árbol perenne, que llega hasta los 25 m de altura, hojas alternas con margen entero a ligeramente aserrado sin coléteres en márgenes de las hojas, lanceoladas, ápice agudo a acuminado; superficie abaxial con indumento esparcido de tricomas lepidotos, a veces porrectos; nectarios extraflorales no visibles; estípulas no visibles; inflorescencias terminales y axilares con címulas a lo largo de la inflorescencia, pueden llegar a 10 cm de longitud, presencia de columelas ubicadas en la parte distal como evidencia de frutos; frutos subglobosos; semillas ferrugíneas, muy grandes que pueden llegar a medir entre 3–5 cm de longitud (Fig. 52).

Distribución y Hábitat— Bosques primarios o secundarios, a veces sobre suelos arcillosos. Se extiende en la selva de Cusco, Huánuco y Madre de Dios entre los 100–700 m (Fig. 53). Distribuida también en Bolivia, Costa Rica y Panamá.

Material revisado— Cusco: Prov. La Convención, KP. 18, 388m, 2 de setiembre de 2013, *N. Fernandez & M. Sánchez 158* (USM); **Huánuco:** Prov. Leoncio Prado, Cueva de las Pavas, 700m, 17 de enero de 1987, *Díaz, C., Severo, M. 2267* (USM); Prov. Puerto Inca, Dto. Yuyapichis, 9°40'0"S 75°2'0"W, 270m, 16 de enero de 1991, *Tello 1140* (USM); prov. Pachitea, Dantas, trochas de estudio de UNA La Molina, Carretera Marginal km 42, 22 de enero de 1987, *C. Díaz & S. Baldeón 2318* (USM); **Loreto:** Prov. Maynas, Indiana, 3°30'0"S, 73°2'0"W, 130m, 12 de febrero de 1987, *Gentry, A., Vásquez, Jaramillo, N. 55626* (USM); , Indiana, 3°30'0"S, 73°3'0"W, 130m, 20 de febrero de 1988, *Gentry, A., Vásquez, Jaramillo, N. 61760* (USM); **Madre de Dios,** Prov. Manu, Estación Biológica Cocha Cashu, 11°45'0"S 71°10'0"W, 400m, 25 de julio de 1986, *Núñez, P. 5481* (USM).

Comentarios— El nombre *C. tessmannii* ha sido usado erróneamente en los herbarios para identificar material de *C. pachypodus* (ver comentario bajo *C. tessmannii*).

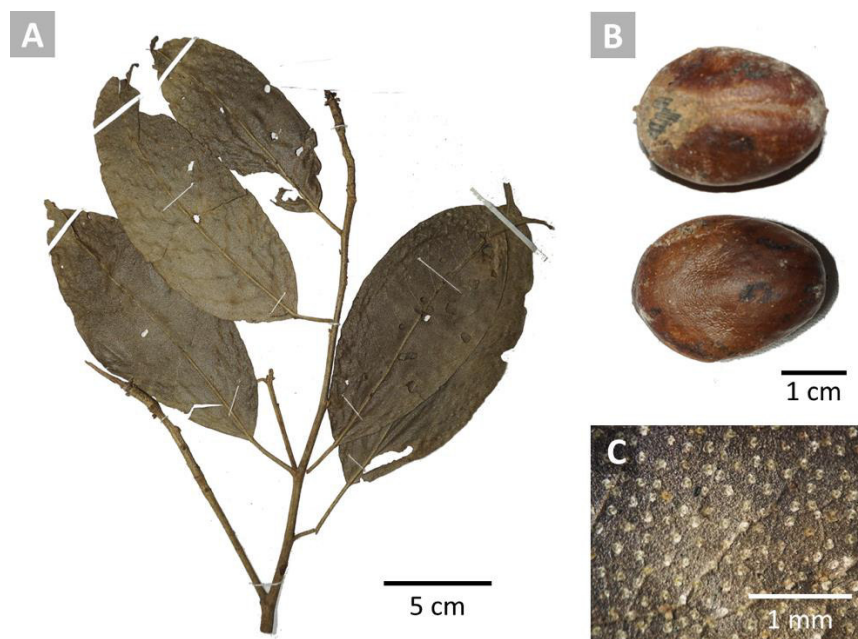


Figura 52. *Croton pachypodus*. A. Ramas mostrando disposición de hojas. B. Semillas de gran tamaño. C. tricomas estrellados a veces porrecto presente en cara abaxial. Fuente: A–C: *Rojas 5635* (USM).

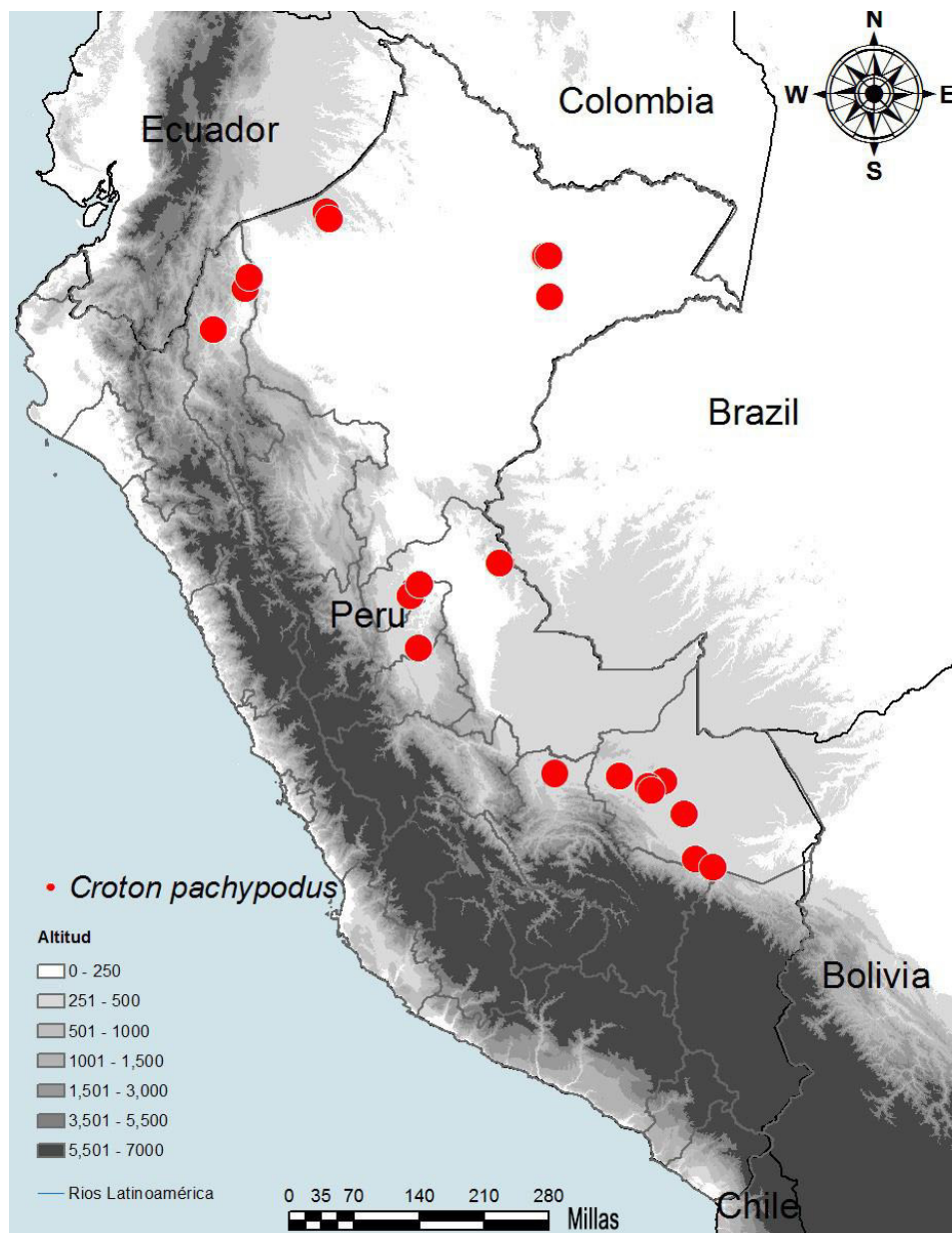


Figura 53. Distribución de la especie *C. pachypodus* (Pachypodi) en el Perú.

5.2.1.8. Sección *Sampatik*

xix. *Croton sampatik* Muell. Arg

Croton sampatik Müll Arg. Linnae 34: 94. 1865. — TIPO: PERÚ. Huánuco, Chicoplaya, Ruíz & Pavon s.n. (lectotipo B, designado por Macbride en Flora of Peru 13: 86, 1951).

Árbol perenne, que llega hasta los 30 m de altura, hojas alternas con margen serrado a ligeramente crenado, con glándulas estipitadas en margen de las hojas; estípulas foliares con algunas puntas ligeramente ovadas, indumento esparcido con tricomas rosulados; 2–4 nectarios extraflorales, acropeciulares, sentados, ubicados en el lado abaxial; indumento denso en superficie adaxial con tricomas rosulados–planos y fasciculados, superficie abaxial con tricomas rosulados; inflorescencias cortas con címulas bisexuales esparcidos a lo largo del eje; flores estaminadas, apétalas, sépalos valvados, ovados, ápice agudo; estilos libres, bífidos; flores estaminadas, sépalos valvados; frutos subglobosos (Fig. 54).

Hábitat y Distribución— Bosques primarios y secundarios, también ubicado en lugares perturbados al borde de carreteras. Distribuida a lo largo de la amazonía peruana entre los 120–1200 m. También distribuida en Bolivia (Fig. 55).

Nombre común— “Sangre de grado” (*D. Smith & W. Brack 3117, 3177; K. Young & M. Eisenberg 806* (MOL, USM)).

Material revisado— **Amazonas:** Prov. Bagua, Dpto. Imaza, Comunidad de Yamayakat. Quebrada Cusu-Chapi. Río Marañón, 4°55'0"S, 78°19'0"W, 550m, 1 de febrero de 1995, *R. Vasquez, N. Jaramillo, R. Apanu & R. Kugkumas, 19623* (USM); Comunidad de Yamayakat. Quebrada Cusu-Chapi. Río Marañón, 4°55'0"S, 78°19'0"W, 320m, 22 de octubre de 1995, *R. Vasquez, N. Jaramillo, R. Apanu & R. Kugkumas, 20400* (USM); **Cusco:** Prov. La Convención, Dpto. Echerate, 10 de febrero de 2006, *H. Beltran 6006* (USM); Dpto. Megantoni, Campamento Camisea San Martín, 11°47'8"S 72°41'57"W, 467m, 20 de enero de 1977, *Acevedo, P. et al. 8911* (USM). **Huánuco:** Prov. Tingo María, Luconyope, 950m, 30 de noviembre de 1961, *A. Gutierrez 23* (USM). **Pasco:** Prov. Oxapampa, Cedropampa, 12 km al sur de Villa Rica, 10°45'0"S 75°22'0"W, 1200m, 18 de enero de 1983, *Smith, D., Brack, W. 3117* (USM); vía Cacazú-Puellas km 27, 10°37'45"S 75°6'53"W, 870m, 14 de mayo de 2004, *Riina, R. et al. 1447* (USM); 200m de CCNN Puellas, 5.3km de Cacazú, 10°36'45"S, 75°6'37"W, 850m, 14 de mayo de 2004, *Riina, R. et al. 1445* (USM); Pacalzú, río Iscozasín, 10°19'0"S

75°16'0"W, 400-500m, 14 de mayo de 1985, *R. Foster & D. 'Achille' 10208* (USM); CCNN Puellas-Yunculmaz, 700m, 20 de mayo de 1991, Young, K., Eisenberg. M. 806 (USM).

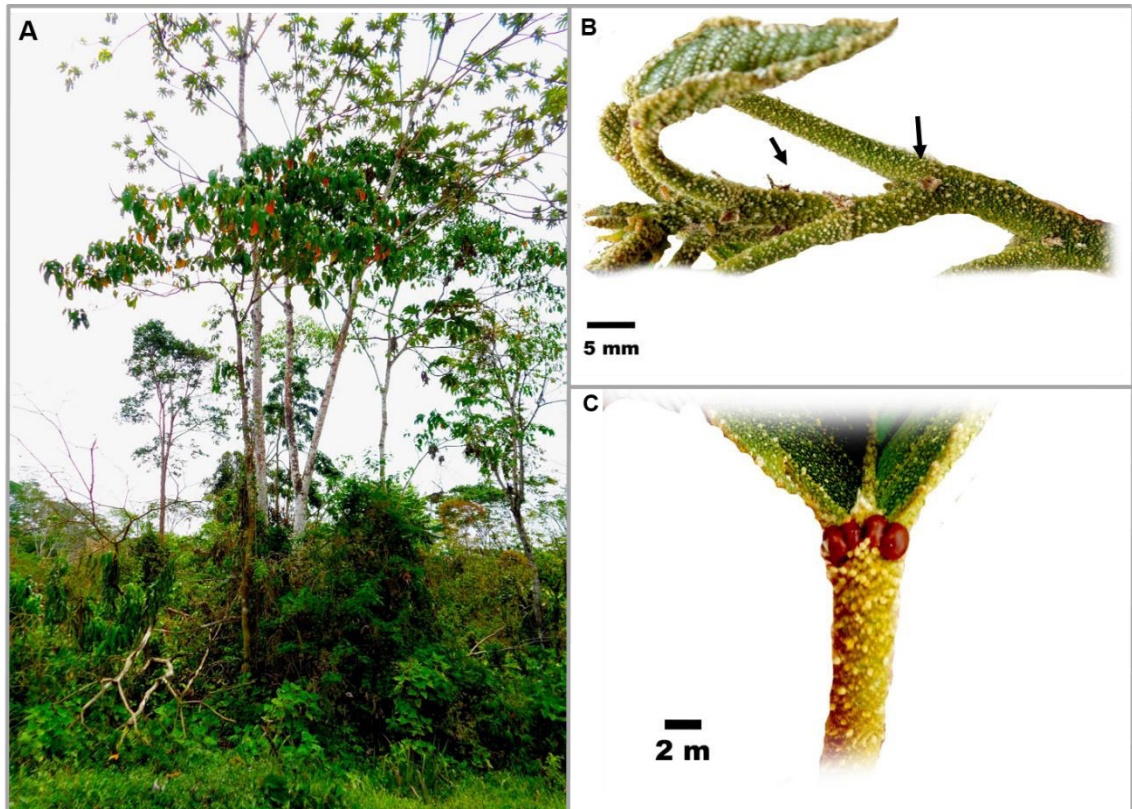


Figura 54. *Croton sampatik*. A. Imagen mostrando las hojas lanceoladas que cambian de color cuando adultas. B. Ramas apicales mostrando las estípulas decíduas señaladas por flechas. C. Glándulas peciolares ubicadas en lado adaxial del peciolo, en este caso 4 pero en esta especie es más común presentar 2 glándulas acropetiolares. Fuente: A–C: *Ore & Riva 259*.

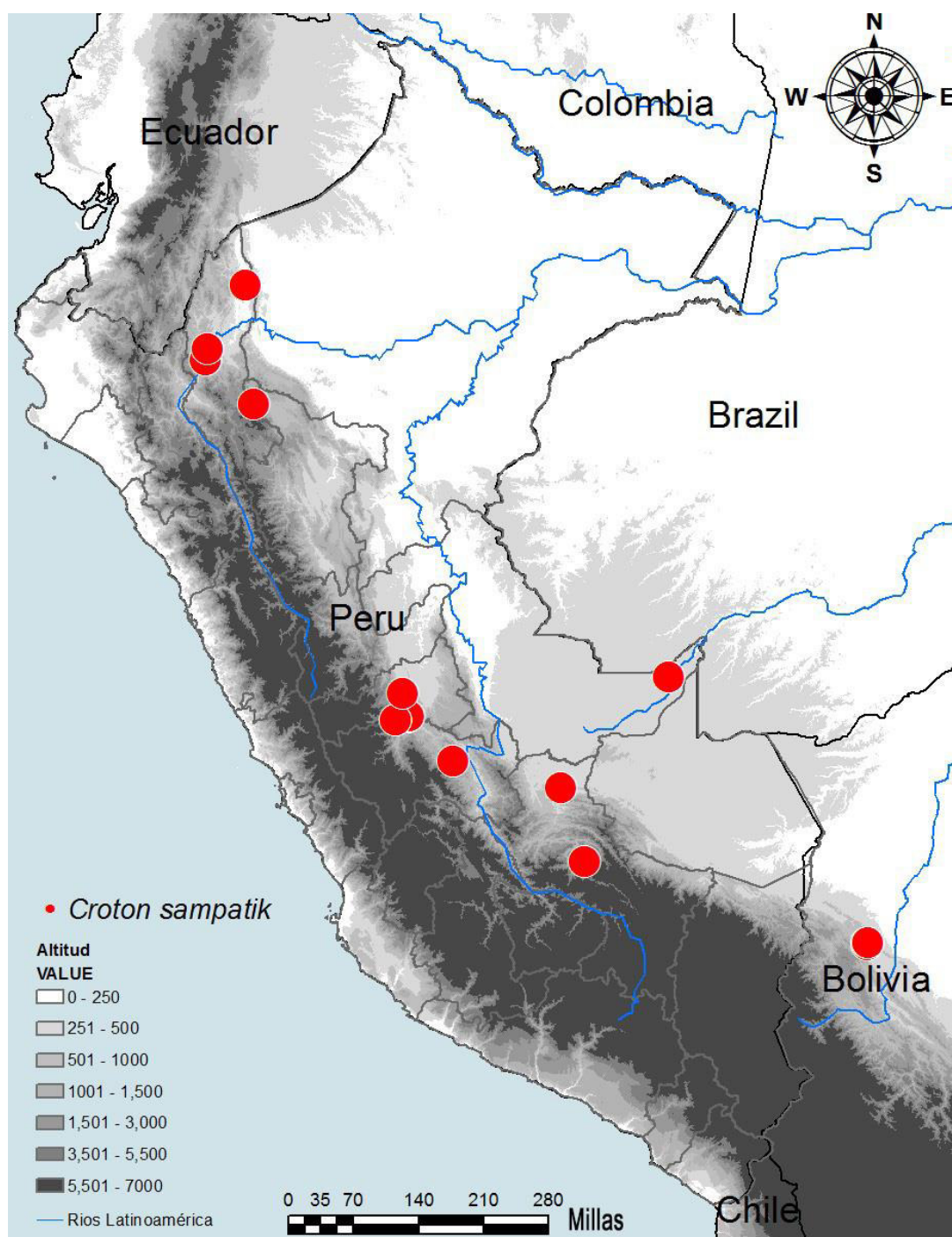


Figura 55. Distribución de la especie *C. sampatik* (secc. *Sampatik*) en Perú y Bolivia.

5.3. Caracterización molecular

5.3.1. Tamaño y estructura del conjunto de datos moleculares

La longitud de las secuencias alineadas del espaciador transcrito interno (ITS) del ADN ribosomal nuclear (ITS1-5.8S-ITS2) fue de 643 pares de bases (pb) para 96 secuencias, donde 298 caracteres fueron variables, y de estos 190 fueron informativos.

La longitud de las secuencias alineadas para el análisis preliminar de la región cloroplastidial *trnL-F* fue de 1189 pb, con 443 caracteres variables y 105 caracteres informativos, para 61 individuos.

En ambos análisis, *Brasiliocroton* fue el género utilizado como grupo externo. Secuencias de otros géneros cercanos fueron obtenidas de NCBI – GenBank (Dennis A. et al. 2005).

5.3.2. Análisis filogenético

5.3.2.1. Análisis de ITS

Empleando la matriz de la región nuclear ITS, se corrieron análisis de Máxima Verosimilitud (ML) y Bayesiano. Para ambos, el modelo GTR+G+I fue el seleccionado, recuperándose la sección *Cyclostigma* como monofilética, con un valor de soporte de 82/0.83 (bootstrap/probabilidad posterior), la cual contiene a la mayoría de los árboles del género *Croton* denominados “sangre de grado”. Dentro de esta sección, se recuperan cuatro grandes clados etiquetados como A (85/0.90), B (98/0.96), C (100/1) y D (84/0.79). La sección *Adenophylli* se recupera como el clado hermano de la sección *Cyclostigma* con una probabilidad de 100/1, así como ambas secciones son hermanas de las secciones *Luntia* (100/1), *Eluteria* (100/1), *Cleodora* (100/1) y *Cuneati* (100/1) con una recuperación del 98/1, siendo los grupos más externos las secciones *Sampatik* (100/1) y *Pachypodi* (100/1) con el 89/0.93 (Fig. 56).

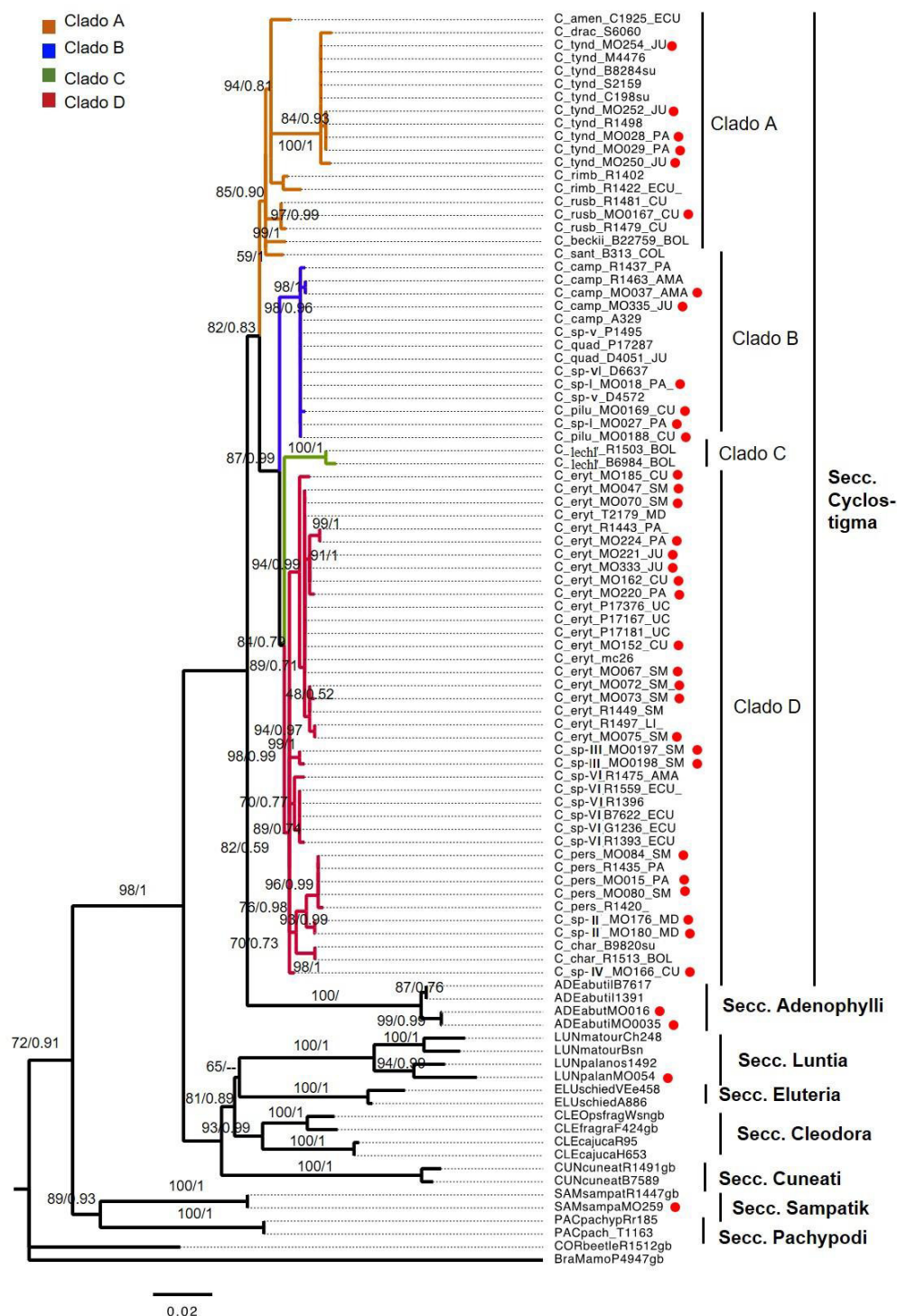


Figura 56. Árbol filogenético de Máxima Verosimilitud (ML) para especies arbóreas del género *Croton* presentes principalmente en Perú, basado en el análisis de secuencias de la región nuclear ITS, incluyendo como grupo externo al género *Brasillocroton*. Los valores de bootstrap y probabilidad posterior están indicados sobre las ramas. A, B, C y D indican clados recuperados dentro de la sección *Cyclostigma*, además de las secciones *Adenophylli*, *Cuneati*, *Luntia*, *Cleodora*, *Pachypodi* y *Sampatik*. El círculo rojo indica individuos colectados en el presente estudio.

Clado A (85/0.90)— Clado formado por un primer subclado con soporte de (94/0.81), integrado por [*Croton amentiformis* + (*C. draconoides* + *C. tyndaridum*)], (100/1); hermano a un segundo subclado conteniendo a *C. rimbachii* (97/0.99); el tercer subclado está representado por *C. rusbyi* (99/1); el cuarto por *C. beckii* (59/1) y el quinto por *C. santamartensis* (98/0.96). El subclado *C. tyndaridum* + *C. draconoides* (100/1) está formado por especies con distribución disyunta: *C. draconoides* del E de Brasil y *C. tyndaridum* conocida solo de Perú). La especie *C. rimbachii*, presente en Ecuador pero no en Perú, fue incluída para determinar relaciones de parentesco (cercanía morfológica y molecular) con los especímenes peruanos que se pensaban podrían corresponder a *C. rimbachii*. Las especies *C. beckii* y *C. santamartensis*, recientemente descritas, se recuperan en una posición cercana a pesar de presentar caracteres morfológicos bien diferenciados (Fig. 57). El Clado A es hermano a los clados [B + (C + D)] (82/0.83).

Clado B (98/0.96)— Este clado internamente tiene poca resolución filogenética basándonos en el marcador ITS, con probabilidad posterior de ≤ 0.5 y bootstrap de $\leq 50\%$. Está conformado por especímenes aún no determinados (*Croton* sp. I, II, III), recientemente descritas o posibles especies nuevas: *Croton camposii* + *C. pilulifer* + *C. quadrisetosus*. Los especímenes etiquetados como *Croton* sp. I, II, III no han podido ser asignados a ninguna de las especies antes descritas para el género, con la excepción de *Croton* sp. III que hemos asignado tentativamente a *C. charaguensis*, pero existen todavía dudas (ver comentarios bajo la descripción de *C. charaguensis* arriba). Este clado (B) es hermano de los clados C y D (87/0.99).

Clado C (100/1)— recupera a la especie *C. lechleri* (= *C. erythrochyloides* de norte Bolivia y sur Peru), a partir de muestras obtenidas solamente de Bolivia, actualmente en los herbarios bajo el nombre *C. erythrochyloides*. Este clado es hermano del clado D con un 89/0.71 (Fig. 58).

Clado D (100/0.99)— en este clado se encuentra la especie mayormente conocida como “sangre de grado” en Perú, *Croton erythrochilus*, y habitualmente identificada como *C. lechleri* o *C. draconoides* en muchos herbarios. Se puede observar que hay pequeños subclados con un 94/0.99, conformada por individuos de Pasco y Junín; y otro subclado con un 94/0.97 correspondiente a los individuos de San Martín. Este subclado es hermano de los subclados mencionados a continuación: el subclado conformado por las especies *C. perspicuosus* + *C. chraguensis* + *Croton* sp. II, especie probablemente nueva, con un soporte de 70/0.73. Especies que podrían ser nuevas y por ahora denominadas *Croton* sp. VI, *Croton* sp. III y *Croton* sp. IV, tienen un soporte mayor al 75% bootstrap (Fig. 58).

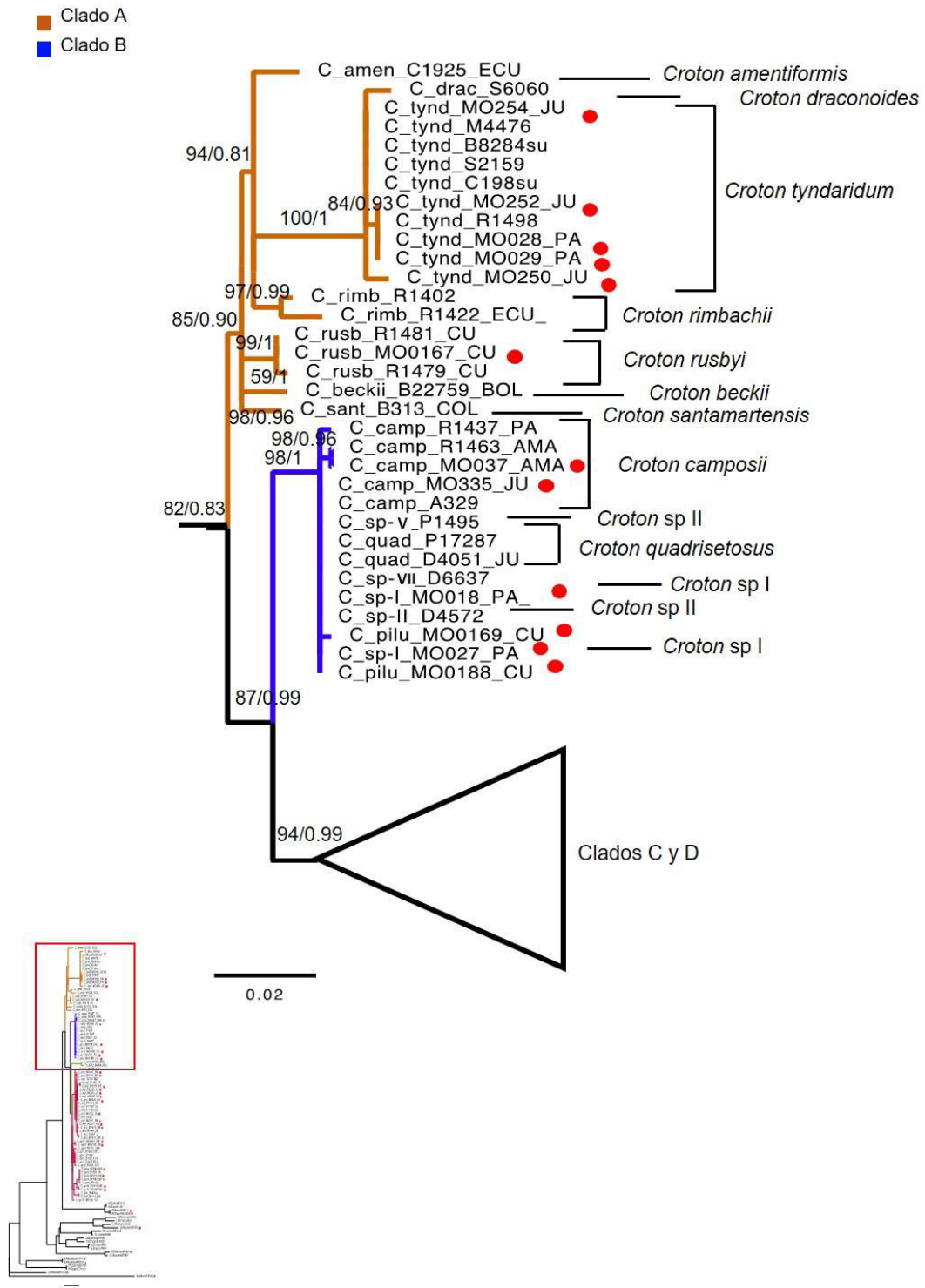


Figura 57. Clados A y B extraídos del árbol de Máxima Verisimilitud (ML) generado en base al análisis de secuencias de *ITS* para las especies arbóreas del género *Croton* dentro de la sección *Cyclostigma* (Fig. 55). Se incluye como grupo externo al género *Brasiliocroton*. Los valores de bootstrap y probabilidad posterior están indicados sobre las ramas. El círculo rojo indica individuos colectados en el presente estudio.

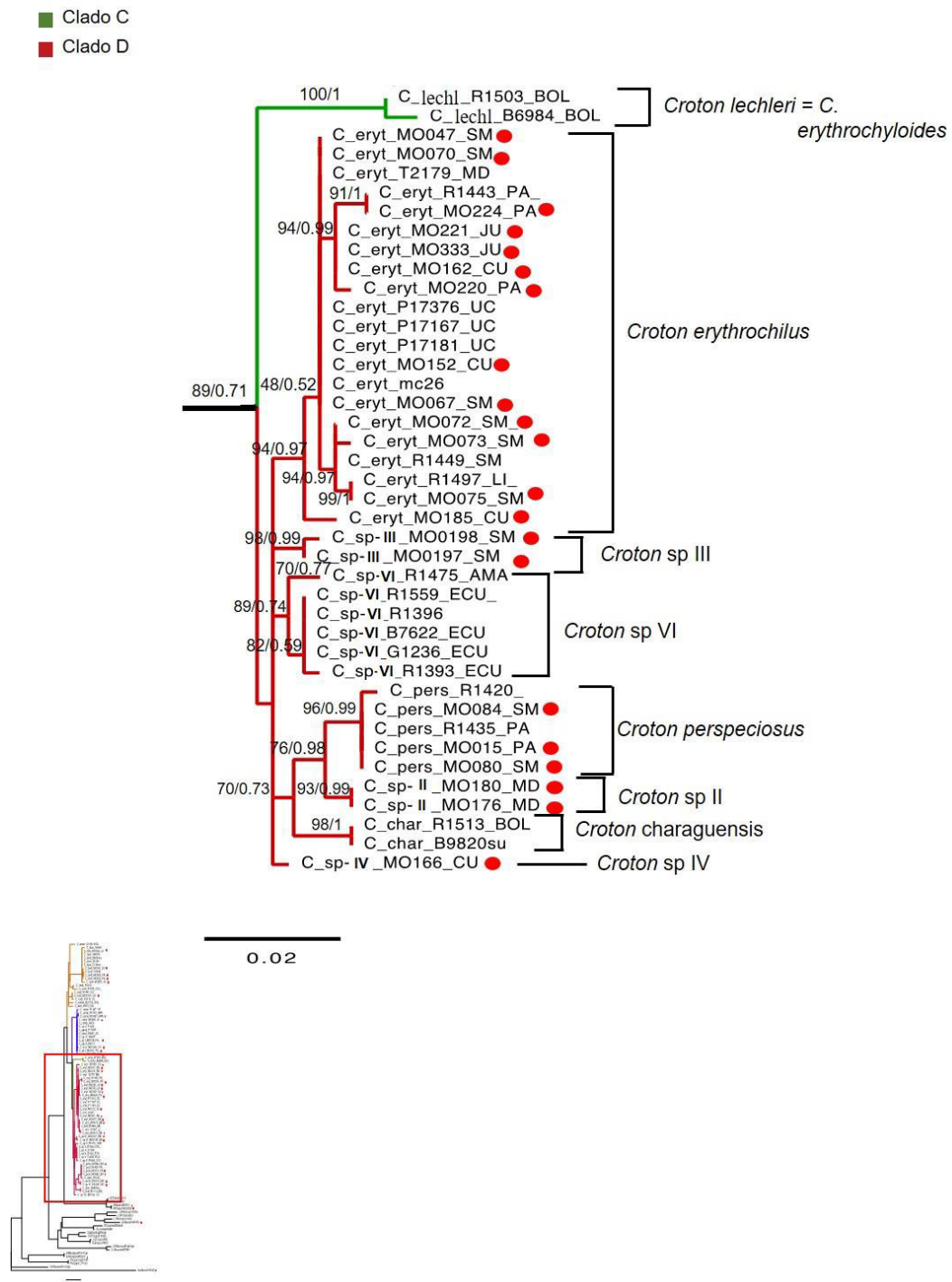


Figura 58. Clados C y D extraídos del árbol de Máxima Verisimilitud (ML) generado en base al análisis de secuencias de *ITS* para las especies arbóreas del género *Croton* dentro de la sección *Cyclostigma* (Fig. 55). Se incluye como grupo externo al género *Brasiliocroton*. Los valores de bootstrap y probabilidad posterior están indicados sobre las ramas. El círculo rojo indica individuos colectados en el presente estudio.

5.3.2.2. Análisis de *trnL-F*

Los análisis de ML, con el modelo TIM3+G+I, y bayesiano, con el modelo GTR+G+I, realizados en la matriz de la región cloroplastidial *trnL-F*, recuperan la sección *Cyclostigma* como monofilética, con un valor de soporte mayor al generado a partir del análisis de secuencias de ITS (100/1). En este clado se encuentran la mayoría de las especies arbóreas del género *Croton* denominadas “sangre de grado”. Los resultados no resuelven los cuatro clados obtenidos con el marcador ITS dentro de la sección *Cyclostigma* (Fig. 56); siendo el clado [(*Cuneati* + *Cleodora*) + (*Eluteria* + *Luntia*)] hermano de la sección *Cyclostigma* con un soporte de 100/1 (Fig. 59).

La topología resultante para la sección *Cyclostigma* no recupera ninguna especie monofilética, a excepción del clado conformado por las especies *Croton rimbachii* y *C. draconoides* (79/0.77), el cual resulta hermano del resto de las especies de *Croton* secc. *Cyclostigma* (Fig. 61). La sección *Cuneati* se ve representada en dos clados con diferente topología.

Para el presente estudio no se realizó el análisis combinado de los marcadores ITS y *trnL-F* por la poca información que aporta este último, además de que las matrices no tienen el mismo muestreo taxonómico y habría muchos datos ausentes en una matriz combinada. Por otro lado, Riina *et al.* (2009) sugiere no combinar marcadores plastidiales con nucleares en el caso de secc. *Cyclostigma*, debido a las incongruencias filogenéticas detectadas entre las filogenias nuclear y la plastidial. Las filogenias por separado resuelven con bastante apoyo algunos clados de interés y relaciones a nivel de secciones, específicamente la sección *Cyclostigma* s.s. (Fig. 59), pero sin duda la de ITS es la que proporciona mayor información.

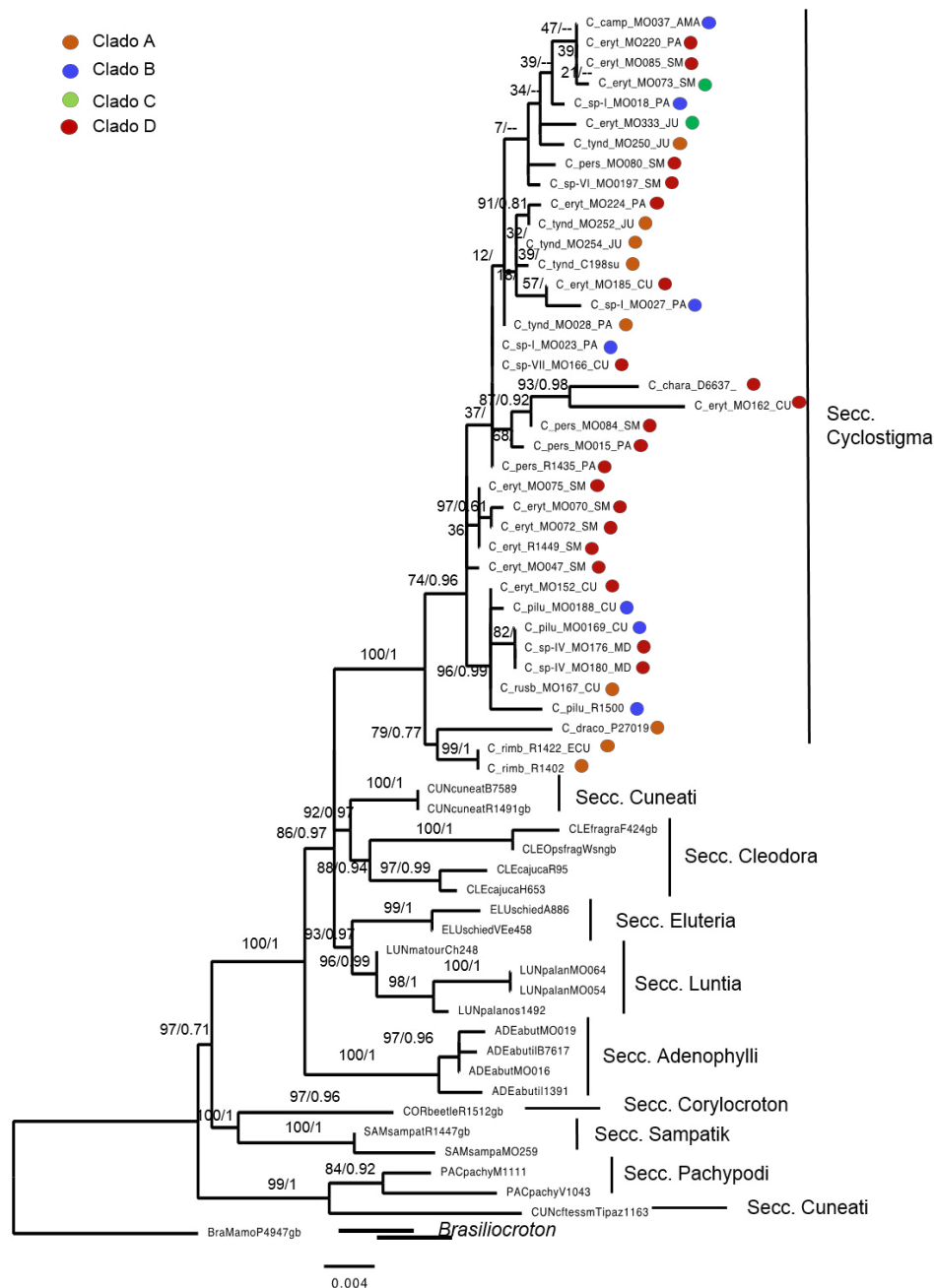


Figura 59. Árbol filogenético de ML basado en la región cloroplastidial *trnL-F* para las especies arbóreas del género *Croton* presentes en Perú, incluyendo como grupo externo al género *Basiliocroton* con valores de bootstrap y probabilidad posterior señalados; con los colores representados de los clados de la sección *Cyclostigma* del árbol de ITS, en donde se encuentran la mayoría de las especies denominadas “sangre de grado”, además de las secciones *Adenophylli*, *Cuneati*, *Luntia*, *Cleodora*, *Pachypodi* y *Sampatik*.

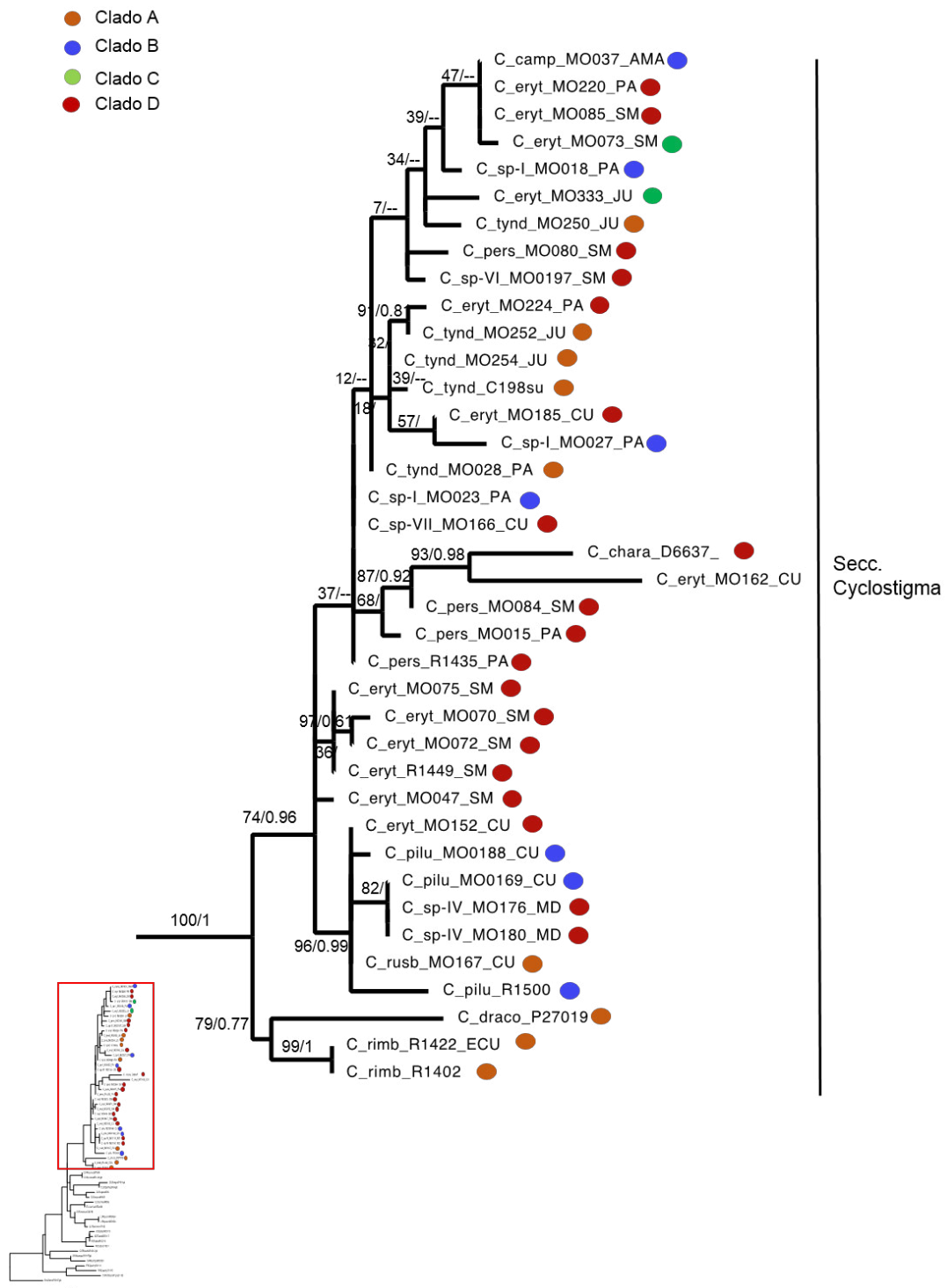


Figura 60. Clado correspondiente a la sección *Cyclostigma*, extraído del análisis de Máxima Verosimilitud (ML) de secuencias de la región cloroplastidial *trnL-F*, para las especies arbóreas del género *Croton*. Los valores de bootstrap y probabilidad posterior se muestran sobre las ramas.

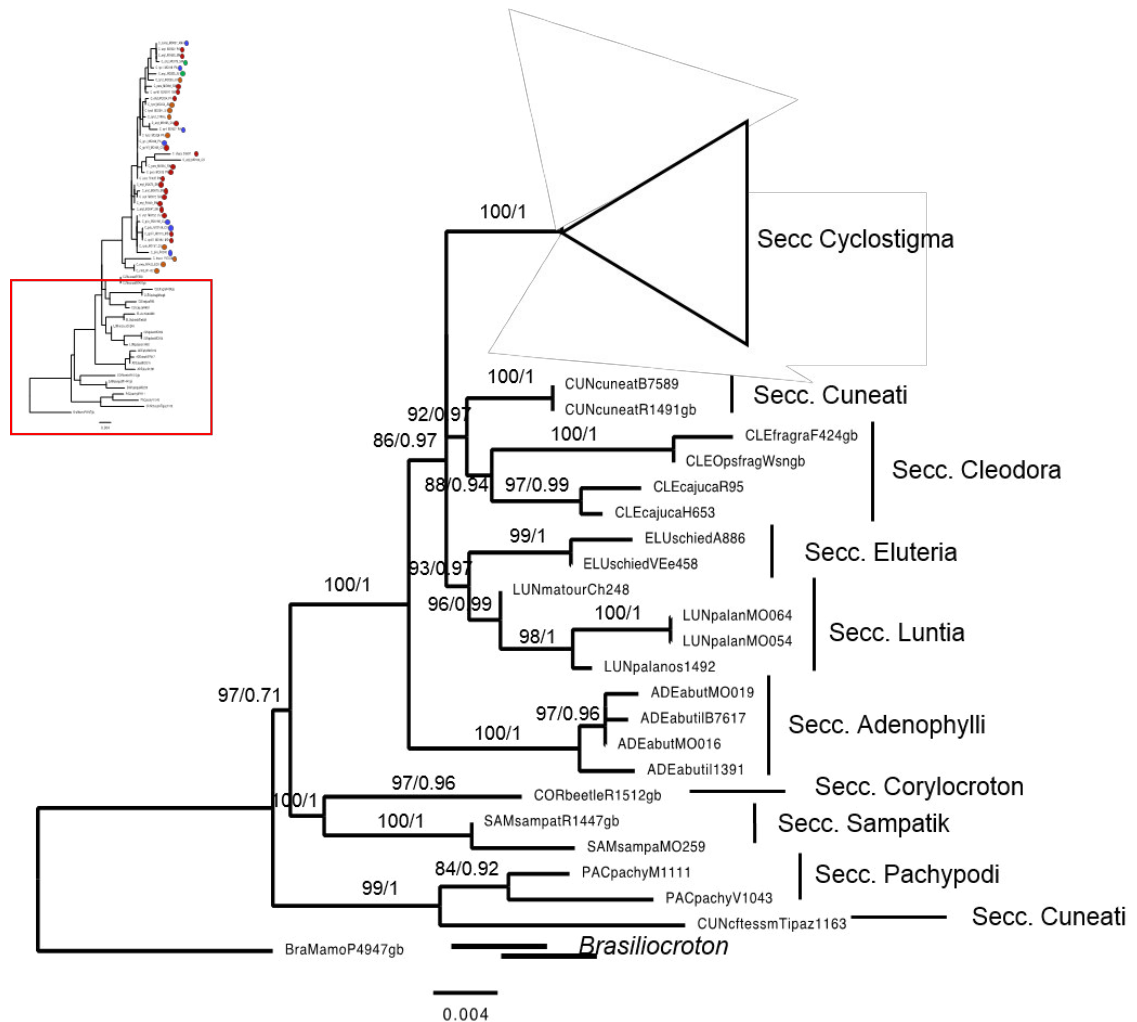


Figura 61. Clados correspondientes a las secciones *Adenophylli*, *Cuneati*, *Luntia*, *Cleodora*, *Pachypodi* y *Sampatik* (ML) de secuencias de la región cloroplastidial *trnL-F*, para las especies arbóreas del género *Croton* presentes en Perú. Los valores de bootstrap y probabilidad posterior se muestran sobre las ramas.

5.4. Distribución del género *Croton*

5.4.1. Distribución de especies arbóreas del género *Croton* en el Perú

Las especies arbóreas del género *Croton* tienen una amplia distribución a lo largo de la cordillera oriental y selva amazónica de Perú en los departamentos de Amazonas, Ayacucho, Cajamarca, Cusco, Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Puno, San Martín y Ucayali; además de Piura y Tumbes, entre los 100 y 3000 m de altitud. Los departamentos de Loreto, Amazonas y Junín son aquellos que presentan mayor incidencia de especies (11, 7 y 7 respectivamente) (Fig. 61), siendo *C. erythrochilus* la especie con distribución más amplia, encontrada en 10 de los 14 departamentos de distribución de los árboles de *Croton* (Fig. 62).

Estas especies se distribuyen en bosques primarios, secundarios o ambientes perturbados sobre suelo firme, a excepción de las especies pertenecientes a la sección *Cuneati* (*C. cuneatus* y *C. tessmannii*), que presentan siempre asociadas a bosques estacionalmente inundados o bosques de galería (Figs. 16 y 17).

Se observan posibles distribuciones disyuntas para las especies *Croton beetlei*, *C. fragrantulus*, *C. beckii*, *C. camposii*, *C. rusbyi* y *C. palanostigma*; distribuciones puntuales para las especies *Croton pseudofragrans*, *C. quadrisetosus*, *C. charaguensis*, *C. huitotorum*; y distribución continua para *C. cuneatus*, *C. tessmannii*, *C. erythrochilus*, *C. matourensis*, *C. palanostigma*, *C. perspicuosus*, *C. tumbesinus* y *C. tyndaridum*. Dentro de las posibles especies nuevas, la que tendría una mayor distribución en Perú es *Croton* sp. IV.

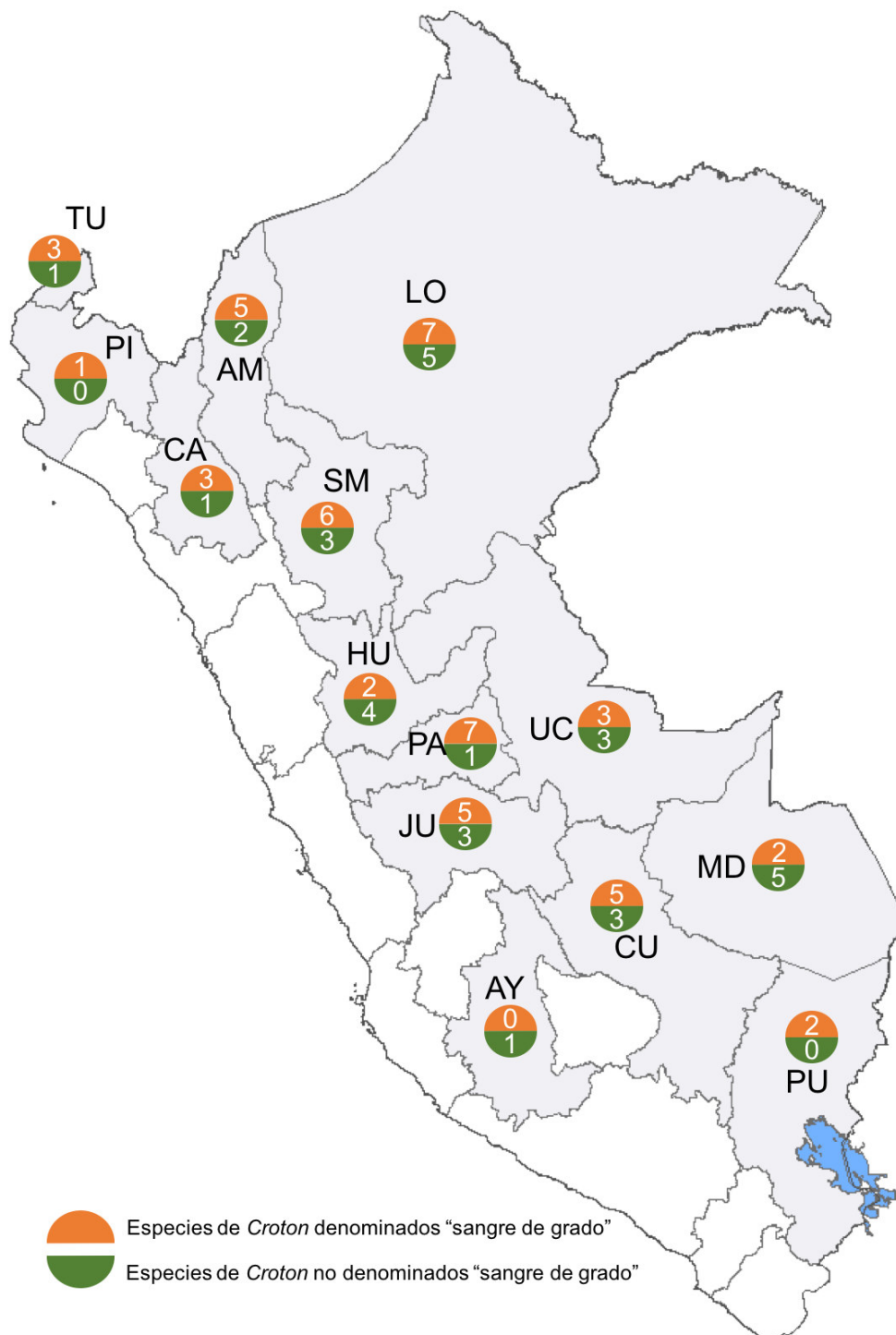


Figura 62. Mapa mostrando el número de especies arbóreas del género *Croton* en los diferentes departamentos del Perú, señalando las especies "sangre de grado" (semicírculos anaranjados) y aquellas no denominadas así (semicírculos verdes).

5.4.2. Distribución de especies denominadas como “sangre de grado” en el Perú

La distribución de la especie *C. erythrochilus* es la más amplia entre las especies denominadas “sangre de grado” (Fig. 62). Todas estas especies se encuentran en bosques secundarios, así como en áreas perturbadas, como en bordes de carreteras o ríos, muchas de ellas explotadas para su uso comercial, logrando una amplia distribución. La selva central, básicamente representada por los departamentos de Pasco, Huánuco, Junín y parte de la selva de San Martín, es la que cuenta con la mayor diversidad de especies denominadas “sangre de grado”, representado por las especies: *C. perspeciosus*, *C. tyndaridum*, *C. erythrochilus*, *C. quadrisetosus*, *Croton pilulifer*, *C. palanostigma*, *Croton* sp. I, *Croton* sp. III, y *Croton* sp. IV (Anexo 4).

Comparando la búsqueda bibliográfica previamente realizada (Anexo 1) con las revisiones realizadas en herbarios se determinaron los siguientes nuevos registros: *C. camposii*, especie recientemente descrita, para Junín; *C. erythrochilus* para Amazonas; *C. lechleri* (= *C. erythochyloides*) en su nueva circunscripción (Riina *et al.*, en prep.) solo estaría distribuida para el departamento de Puno, en hábitats similares a los encontrados en Bolivia, a una altitud menor a 1000 m; *Croton tyndaridum* fue encontrado en los departamentos de Pasco, Amazonas y Cajamarca, en bosques secundarios y ambientes disturbados, con un amplio rango altitudinal que va desde 180–1600 m, presentado una pubescencia menos densa conforme se sube en altitud.

Otros nuevos registros para el Perú son *C. sprucenus*, *C. maasii* y *C. lorentensis*, todos de Loreto. *Croton lorentensis* es hasta ahora solo conocida en Perú (Riina *et al.* 2018) y las otras dos están también distribuidas en Brasil (Riina & Berry 2011; Caruzo & Cordeiro 2013). Siendo endémicas las especies *Croton camposii*, *C. huitotorum*, *C. perspeciosus* y *C. tyndaridum*; además de las posibles nuevas especies: *Croton* sp. I, *Croton* sp. II, *Croton* sp. III y *Croton* sp. IV.

6. DISCUSIÓN

Caracteres diagnósticos del género *Croton*

La determinación de especies dentro del género *Croton*, así como ocurre con muchos taxones complejos, se realiza generalmente usando una combinación de caracteres, más que por la presencia o ausencia de algún carácter individual. Dentro de *Croton* algunos caracteres han mostrado ser muy plásticos; sin embargo, aportan información útil si se reconocen sus variaciones y las limitaciones de su uso, como es el caso de las estípulas. Estas tienen una gran variedad de formas, que pueden variar cuando el individuo es joven o adulto (como se puede observar en el caso de *C. erythrochilus*). Otros caracteres, aunque usados ampliamente pueden causar confusión, son los diferentes tipos de tricomas y la presencia de coléteres en el ápice de las estípulas, por ejemplo, en las especies *C. rusbyi* (Fig. 33), *C. sampatik* (Fig. 54), *Croton* sp. II (Fig. 41), *Croton* sp. III; la ubicación de los mismos no sería un carácter importante, a pesar de que algunas son decíduas, todas son intrapeciolares (Fig. 5).

Para el carácter representado por los nectarios extraflorales (Fig. 6), la determinación de su posición (acropeciolar o basilaminar) o posición con respecto al eje (adaxial o abaxial) ayuda a la circunscripción de especies, como se puede observar en *C. rusbyi* y *C. erythrochilus*, las cuales solo tienen dos glándulas acropeciolares. Sin embargo, el número de glándulas puede en algunos casos ser un carácter variable entre individuos de una misma especie o inclusive dentro del mismo individuo, como se puede ver en *C. sampatik*, el cual generalmente presenta dos glándulas acropeciolares ubicadas en el lado adaxial, pero también puede tener cuatro en casos raros (Fig. 54). Aquellas especies que presentan glándulas acropeciolares/basilaminares en el lado adaxial, tienden a presentar más de dos glándulas, sean estipitadas (e.g. *Croton* sp. I) o sentadas (*C. charaguensis*), pudiendo presentarse una ligera variación (observada en los especímenes del herbario) en la forma de las glándulas al estar el material fresco o seco, sin embargo, dado que algunas pueden mantenerse, no sería un motivo de

confusión al momento de identificarlas en herbarios, debido al resto de caracteres que definen a una especie. Mayormente, los tipos de tricomas presentes en las estípulas son los mismos tipos presentes en el peciolo y las nervaduras de las láminas.

El indumento, (Fig. 7) es por lo general uno de los caracteres que se mantiene en todos los individuos de cada una de las especies, siendo los tipos de tricomas caracteres representativos que no solo han mostrado ser útiles en el género *Croton*, sino también en otros taxones como en Cucurbitaceae, Asteraceae, entre otros (Krak & Mráz 2008, Ajmal & Al-Hemaid 2011). Las especies de *Croton* tienden a presentar un indumento más denso cuando las hojas son jóvenes. Los tipos de tricomas pueden variar dentro del mismo individuo (raras veces), entre especies y más aún entre secciones. La sección *Cuneati* vendría a ser la sección con el tipo de tricomas más diferenciado del resto de las secciones de las especies arbóreas del género en Perú, siendo estas mayormente lepidotos; sin embargo, algunos individuos sufren una ligera variación en su morfología al presentarse tricomas estipitados conforme las hojas maduran (e.g. *C. matourensis* en Secc. *Luntia*). La combinación de diferentes tipos de tricomas en un mismo individuo varía, más aún entre las superficies adaxial y abaxial de las hojas; sin embargo, esta variación se presenta en tipos de tricomas muy similares, como el paso de estrellado a fasciculado o rosulado, los cuales varían en tamaño y número de radios (Fig. 7). El hecho de ser estipitado o presentar un radio porrecto suele ser determinante en la textura de la hoja, e.g. escabrosa o puberulenta en *C. erythrochilus* (Fig. 25).

En algunas especies, la tipología de las inflorescencias (Fig. 8) es importante, e.g. en *C. perspicuosus* y *C. charaguensis*, las címulas son unisexuales, pistiladas en el lado proximal; pero son estaminadas en la parte distal, siendo las inflorescencias de *C. charaguensis* más cortas. El resto de las especies tienen las címulas bisexuales en la base o a lo largo de la inflorescencia, en donde el eje de la inflorescencia presenta cicatrices de flores estaminadas en la base de los pedicelos de los frutos, donde anteriormente se encontraba la címula bisexual.

La morfología de las flores pistiladas (Fig. 9) está diferenciada básicamente por la forma de los sépalos, puesto que estos se encuentran reducidos a estructuras muy delgadas, presentando variaciones de forma dentro de la misma especie. Aun así, puede ser uno de los caracteres usados para separación de especies, como en el caso de *C. cuneatus* (Fig. 16) y *C. tessmannii* (Fig. 17). La pubescencia del ovario es otro carácter de interés, la cual puede ser muy densa, incluso manteniéndose hasta el estado de fruto (e.g. *C. erythrochilus*, *C. pilulifer*, *C. perspeciosus*), o ser glabras como en *C. matourensis* y *C. palanostigma*. También se puede observar que algunas poblaciones de *C. erythrochilus* no presentan exactamente el mismo tipo de pubescencia que el ejemplar tipo (Ruiz & Pavon s.n.). El número de ramificaciones de los estilos suele ser un carácter constante, pero en algunos individuos de la sección *Cyclostigma* pasan de ser doblemente bífidos a bífidos cuando la flor madura; sin embargo, en otras secciones los caracteres son más constantes, e.g. *C. palanostigma* (Fig. 50) y *C. schiedeanus*.

La variación morfológica de las semillas no es muy marcada (Fig. 10), las hendiciones profundas podrían ser producto de la variación intraespecífica o causadas por los métodos de preservación del material (Smith 2006). Para el caso de la modificación de la carúncula a arilo, el tamaño del mismo resultó siendo útil para la separación de las especies de la sección *Cuneati* presentes en el Perú (i.e. *C. tessmannii* y *C. cuneatus*). Para el caso de los frutos llamados abortivos, que suelen tener algunas semillas más pequeñas que el resto de los individuos de la población.

Caracterización morfológica de los árboles del género *Croton*

Las especies arbóreas del género *Croton* pertenecen a diferentes secciones y su determinación resulta no muy problemática debido a que cada sección posee caracteres distintivos particulares: La sección *Luntia* está caracterizada por presentar indumento lepidoto, estilos multífidos a diferencia del resto de secciones, sépalos reduplicados y glándulas en la cara adaxial y abaxial de las hojas (ninguna otra sección presente en Perú tiene este carácter). La sección *Corylocroton* (Fig. 14) está caracterizada por presentar indumento lepidoto, hojas con margen aserrado, coléteres en las puntas y dos glándulas acropetiolares pateliformes y generalmente estipitadas. La sección *Pachypodi*, a diferencia del resto de las secciones, presenta los frutos y las semillas más grandes (3-4 cm). La sección *Sampatik* presenta glándulas nectaríferas estipitadas en la lámina muy cercanas al margen de las hojas y posee semillas lateralmente comprimidas. La sección *Cuneati* se diferencia por presentar indumento lepidoto y semillas con ausencia de carúncula (modificada en un arilo). La sección *Cleodora* se diferencia del resto de las secciones por presentar sépalos imbricados, al igual que la sección *Luntia*, pero se diferencia de esta última por presentar una columna estilar, además de estilos bífidos. La sección *Eluteria* se caracteriza por el indumento densamente lepidoto, la ausencia de nectarios extraflorales y la presencia de pétalos bien desarrollados en las flores pistiladas. Y por último, se encuentra la sección *Cyclostigma*, la cual tiene muchas y variadas combinaciones de caracteres; mayormente caracterizada por la presencia de tricomas estrellados y sus variantes; abundante látex rojizo en el tronco y una ligera variación del color a anaranjado o amarillo en las ramas, a veces presente también en las hojas; estípulas muy variadas dentro y entre sus especies; puede presentar un gran número de estambres (> 16); variabilidad en la forma de los sépalos de las flores pistiladas; presencia o ausencia de pétalos pistilados reducidos, probablemente no siendo un buen carácter para la separación de especies como se puede observar en la sección *Cuneati* (Fig. 16, Fig. 17); puede presentar dos a más nectarios extraflorales en la base de las hojas o en el

ápice del peciolo, siendo el número un carácter no representativo para la distinción de algunas especies en esta sección, aunque sí puede ser informativo en otras junto con otros caracteres.

Para el caso de la sección *Cleodora*, durante la fase final de la tesis fue publicada una especie nueva perteneciente a esta sección, para Perú, la cual por razones de tiempo su descripción no pudo ser incluida en el presente trabajo. Se trata de *C. lorentensis* Riina & Caruzo (Anexo 5), conocida solo del tipo en Loreto (Riina *et al.* 2018). Asimismo, se encontró un registro de *C. spruceanus* para Perú, también en esta sección, una especie que no se conocía para Perú según la última revisión taxonómica del grupo (Caruzo & Cordeiro 2013).

Debido a la complejidad morfológica dentro de la sección *Cyclostigma*, la sección que contiene a la mayoría de las especies denominadas "sangre de grado", la discusión a continuación se centrará en especies de esta sección.

Croton amentiformis es una especie recientemente descrita, que se extiende desde Colombia hasta el norte de Perú, contándose con solo una muestra estéril colectada en Piura, la que fue parte de los paratipos al momento de la descripción de la especie. No se cuenta con otro registro hasta el momento. Uno de sus caracteres distintivos es la presencia de glándulas con un estípite largo, en la base de los peciolos y estípulas, además de numerosos nectarios extraflorales en la base de la hoja; el resto de caracteres analizados para esta especie fueron extraídos de fotoherbarios (Fig. 19).

Croton beckii es una especie nueva, también publicada recientemente (Feio *et al.* 2017), que se diferencia de *C. pseudofragrans*, una especie cercana morfológicamente pero que pertenece a la sección *Cleodora*, en presentar tricomas estipitados estrellados porrectos en el lado abaxial de la hoja, inflorescencias con flores regularmente distribuidas a lo largo del eje, y flores pistiladas sésiles con estilo bífidos; a diferencia de *C. pseudofragrans*, la cual tiene tricomas estrellados pero sésiles,

inflorescencias congestionadas y flores pistiladas tetráfidas (Fig. 20), *Croton beckii* pertenece al clado A en una región poco resuelta del mismo (Fig. 57).

Croton camposii también recientemente descrita (Fig. 22), y muy parecida a *C. perspeciosus* en algunos caracteres, pero *C. perspeciosus* está en el clado D del análisis basado en secuencias de ITS mientras *C. camposii* pertenece al clado B (Fig. 57). Se diferencia de *C. perspeciosus* por la presencia de estípulas subuladas en lugar de estípulas flaveliforme y ciliada; flores pistiladas con estípita muy largo, no sentadas, ni ligeramente estipitadas en la base de la inflorescencia; 34-38 estambres, no 48-50 estambres como se tiene en *C. perspeciosus*. Un espécimen cercano filogenéticamente (clado B, Fig. 57) es el de *Croton* sp. I (aún no identificada), pero este se diferencia de *C. camposii* principalmente por la presencia de dos nectarios extraflorales sésiles acropeciulares en lugar de numerosos, estipitados, basilaminares y acropeciulares (Fig. 39).

Croton charaguensis es una especie cercana morfológica y molecularmente a *C. perspeciosus* (ambas pertenecen al clado D, Fig. 58). El holotipo de *C. charaguensis* fue recolectado en Bolivia, sin embargo, los individuos de *C. charaguensis* presentes en Perú serían diferenciados de *C. perspeciosus* por el eje de la inflorescencia y los radios porrectos de los tricomas, los cuáles son más cortos, dándole un aspecto menos hirsuto (R. Riina, com. pers.). Comentarios adicionales bajo la descripción de *Croton charaguensis* más arriba.

Croton erythrochilus fue inicialmente descrita a partir de varios sintipos: *Weberbauer 76788*, *Ruiz & Pavon s.n.*, *Killip & Smith 24145*, *Vargas 8697* y *Cárdenas & Vargas 6128*, colectados en diferentes departamentos: Tumbes, Huánuco, Junín, Apurímac y Cusco, respectivamente. Macbride realizó la lectopificación de esta especie, así como de muchas otras, desligando como lectotipo la colección de *Ruiz & Pavon s.n.* Este espécimen está caracterizado por la presencia de una estípula glabra, que

adquiere un color negruzco cuando seca, además de un ovario muy pubescente con tricomas estrellados a multirradiados, con radios muy largos. Existe una gran variación morfológica dentro de lo que actualmente consideramos *C. erythrochilus* (Fig. 25), requiriéndose de más estudios para su delimitación como especie. En el presente estudio se consideraron a aquellos individuos que presentaban una apariencia similar en cuanto a la forma de las hojas y los tipos de tricomas abaxial y adaxial, así no presentáran el mismo tipo de estípulas desnudas ni el ovario muy pubescente que se mantiene hasta fruto, como el lectotipo señalado. Esta vendría a ser la especie mayormente conocida y comercializada como "sangre de grado" en el Perú, presentando las variaciones antes mencionadas. Numerosos especímenes de esta especie han sido erróneamente identificados en los herbarios, siendo el nombre más usado para determinarlas el de *C. lechleri*. Ver comentarios bajo la descripción de *C. lechleri*.

Croton lechleri fue definida en la descripción original a partir de los sintipos *Lechler 2400* (Provincia de San Gabón, Puno), y *Ruiz & Pavon s.n.* (sin localidad). Posteriormente Macbride (1951) realizó la lectotipificación designando *Lechler 2400* como el lectotipo. Más tarde Croizat describió *C. erythrochyloides*, usando material de poblaciones de Bolivia (*Krukoff 10564*). Sin embargo, el espécimen *Krukoff 10564* tiene todas las características de *Lechler 2400*. Por lo tanto, una futura revisión de *C. lechleri* deberá incluir como nuevo sinónimo el nombre *C. erythrochyloides*. La distribución de *C. lechleri* está entonces restringida al sureste de Perú (Puno) y Bolivia (R. Riina, com. pers.).

Croton perspeciosus es muy diferente a las dos especies previamente mencionadas, sin embargo, resulta ser muy cercana al clado formado por *C. erythrochilus* y *Croton* sp. VI (Fig. 58) siendo las diferencias más visibles la morfología de las estípulas, puesto que en *C. perspeciosus* es flaveliforme y ciliada; el número de estambres, siendo menos numerosos, hasta 16 en *C. erythrochilus* y más numerosos,

hasta 50 en *C. perspicuosus*, entre muchos otros caracteres. La cercanía que tiene morfológicamente con *C. charaguensis*, ha sido reportada previamente (Fig. 24).

Croton pilulifer se menciona como arbusto en el holotipo; pero la especie es claramente arbórea, con el desarrollo de una copa bastante amplia y el desarrollo de estípulas foliares bastante grandes que suelen ser decíduas cuando llega el periodo de fructificación. La colección del holotipo podría haber sido de un individuo juvenil. Esta especie también es citada como "sangre de grado"; sin embargo, no se logró corroborar dicha información en los herbarios o en campo. La especie pertenece a la sección *Cyclostigma*, por lo tanto, al grupo de los "sangre de grado o drago", definido con caracteres moleculares y morfológicos (Riina *et al.* 2009, Van Ee *et al.* 2011) (Fig. 31).

Croton quadrisetosus, el único material encontrado para esta especie fue revisado vía internet debido a que no se encontró material en los herbarios visitados (USM, HOXA, CUZ, MOL), por lo que la caracterización morfológica no fue realizada en detalle como sí se hizo con el resto de las especies. Aun así, se puede ver una clara diferencia en la morfología de la flor pistilada, la cual presenta un pedicelo muy corto y grueso. Debido al aspecto hirsuto de sus hojas, esta especie se asemeja a *C. perspicuosus*. La característica más llamativa de esta especie son los nectarios extraflorales, normalmente más de 2, y largamente estipitados.

Croton rusbyi tiene una distribución muy restringida en el departamento de Cusco. Su distribución conocida vendría a ser disyunta debido a que el tipo es de Bolivia. Los caracteres morfológicos son muy constantes en esta especie, básicamente porque a diferencia del resto en la sección *Cyclostigma*, esta tiene címulas muy diferenciadas, caracterizadas por ser estipitadas, con varias flores pistiladas y flores estaminadas. Es una especie poco conocida, y probablemente no usada, de "sangre de grado" debido a que no posee abundante látex, aunque este está presente y puede ser desde anaranjado a blancuzco (Fig. 33) (Riina, pers. obs.).

Croton tumbesinus es una especie recientemente descrita y no fue incluida en el análisis molecular debido a que no se contó con la muestra; sin embargo, de sus caracteres se desprende que pertenece a la sección *Cyclostigma*. Solo es conocida en los bosques secos de Tumbes en Perú y Ecuador. A diferencia de varias especies de la sección, en esta se puede observar una consistencia papirácea de la hoja, con las estípulas similares a las presentes en *C. amentiformis*, pero con tricomas estrellados porrectos claramente dispersos en todo el individuo (Fig. 35).

Croton tyndaridum es una especie de amplia distribución en el Perú. Estudios adicionales podrían indicar la necesidad de una nueva sinonimización, debido a que el lectotipo designado por Macbride de la especie *C. draconoides*, Sello (Bahia, Brasil), es cercano morfológica (R. Riina, com. pers.) y molecularmente (ver espécimen S6060 de Pará, Brasil, a en Fig. 57) a esta especie. Centrándonos solo en los individuos presentes en el Perú, vemos que conforme es mayor la altitud, la pubescencia es menor, manteniéndose los caracteres de la estípula, con tricomas estrellados estipitados, algunos porrectos, presentes en la cara adaxial y abaxial, con presencia de frutos pequeños; presencia de olor astringente y presencia de látex más claro que el observado en *C. perspicuosus* y *C. erythrochilus*, aclarándose más en las ramas y las hojas, por lo que es denominado "sangre de grado blanco" por los pobladores de Junín. Las especies aparentemente no descritas previamente y posiblemente nuevas, pertenecientes a la sección *Cyclostigma*, fueron numeradas en número romano en relación al orden presentado en el filograma basado en la región ITS (Fig. 56):

***Croton* sp. I**, en un análisis morfológico previo, estos individuos fueron erróneamente identificados como *C. rimbachii*, sin embargo, una caracterización más exhaustiva, además del soporte molecular, ayudó a definir la separación de ambas (Fig. 57).

***Croton* sp. II**, los individuos pertenecientes a esta especie presentan una clara diferencia en la morfología de las estípulas, además de la presencia de coléteres ubicados en los dientes de las mismas, así como la presencia de glándulas en la base de los peciolo y de las flores pistiladas y estaminadas; el número de estambres es similar al que se presenta en *C. erythrochilus* (≤ 16), justificando la cercanía de los clados formados (Fig. 57), sin embargo la forma de los sépalos de las flores pistiladas vendría a ser subulada linear (Fig. 41).

***Croton* sp. III**, como se puede observar en la Figura 43, con respecto a los tricomas, pueden ser estrellado porrectos o rosulados, con un indumento bastante esparcido, que se asemeja a ligeras puntuaciones en las láminas foliares, con la presencia de una estípula auricular con presencia de coléteres. La forma es muy diferente a la observada en *Croton* sp. IV, podría llegar a diferenciarse también en la forma de los sépalos de las flores pistiladas, debido a que es espatulada con el ápice dispuesto externamente hacia la parte basal de la flor (Fig. 43).

***Croton* sp. IV**, fueron pocos los individuos analizados, contándose solo con caracteres vegetativos para su caracterización, siendo muy similar a las especies antes nombradas, pero que sin embargo no concuerdan con ninguna de las especies conocidas para el género. En este caso, la diferencia claramente observable es el tipo de estípula foliar, además de las glándulas no sentadas, sino estipitadas, dispuestas hacia el lado abaxial (Fig. 45).

No todos estos individuos tienen un soporte molecular alto para su separación; por lo que se recomienda incluir otros marcadores y ampliar la revisión morfológica en herbarios y realizar nuevas colectas para su descripción como nuevos taxones o para su identificación definitiva. Todas ellas son denominadas "sangre de grado".

Una de las especies que es también denominada "sangre de grado" en Perú, y otros países, no considerada dentro de la lista de especies distribuidas en Perú es *C.*

draconoides. Sin embargo, como se explicó en la discusión de *C. tyndaridum*, existe la posibilidad de que se relice una sinomización debido a que la lectopificación de *C. draconoides*, representada por un espécimen de Brasil, que es muy similar morfológica y molecularmente a la especie *C. tyndaridum*. Debido a que esta especie fue publicada en 1940 y *C. draconoides* en 1865, *C. tyndaridum* pasaría a ser sinónimo de *C. draconoides*; sin embargo, las aclaraciones taxonómicas serán publicadas más adelante. Por el momento se seguiría considerando a las especies *C. tyndaridum* a aquellas que son semejantes morfológica y molecularmente a aquellos especímenes presentes en la localidad tipo (a lo largo del río Ené en Junín, Perú).

Hay otras especies que también son denominadas "sangre de grado" pero que pertenecen a otras secciones de *Croton*. *Croton palanostigma* suele encontrarse en el borde de carreteras o en cercos vivos. Tiende a presentar cortes, los cuales podrían indicar la extracción constante de látex de sus cortezas; sin embargo, suele ser diferenciado por las personas que lo siembran. *C. huitotorum*, es una especie muy cercana morfológicamente a *C. palanostigma* (ambas en secc. *Luntia*), también considerada como "sangre de grado". La especie *C. sampatik* (secc. *Sampatik*) también es nombrada en la literatura como "sangre de grado" (Grandtner & Chevrette 2013); sin embargo, no se encontró esta información en herbarios, ni árboles de esta especie con los cortes que normalmente se encuentran en *C. erythrochilus*, *C. lechleri*, *C. perspicuosus* o *C. palanostigma*.

Caracterización molecular de las especies arbóreas del género *Croton*

Es importante resaltar el uso en paralelo de ambos análisis, morfológico y molecular, permite una retroalimentación mutua para lograr la correcta determinación de especies pertenecientes a este "género gigante".

Las topologías generadas a partir del análisis de los marcadores nuclear y cloroplastidial, recuperaron la sección monofilética *Cyclostigma*, como se esperaba con

base a trabajos anteriores (Riina 2009, Van Ee 2011). Así, la sección *Cyclostigma* resultó tener relación con el clado *Adenophylli* para ITS y con el clado [(*Cuneati* + *Cleodora*) + (*Eluteria* + *Luntia*)] para *trnL-F*, mostrado antes como evidencia de posible evolución reticulada (Riina *et al.* 2009).

Debido a que el enfoque del trabajo se centra en las especies denominadas “sangre de grado” y la mayoría de las especies pertenecen a la sección *Cyclostigma*, se hizo énfasis en un muestreo amplio y la resolución de relaciones filogenéticas dentro de esta sección. El marcador ITS proporcionó más caracteres informativos, además de concordancia con las caracterizaciones morfológicas que previamente apoyaron la circunscripción de secciones y especies. En general, se observa una baja tasa de sustitución para este marcador dentro de la sección (observado en la corta longitud de las ramas y la baja resolución dentro de los cuatro clados principales) (Figura 56), por lo que internamente se recuperan clados con valores de bootstrap y probabilidad posterior moderados a bajos. Así, el análisis de los cuatro clados principales, A, B, C y D, resultantes del filograma de ITS fue el empleado para establecer los agrupamientos de especies con caracteres morfológicos compartidos.

El **clado A**, conformado por las especies *C. amentiformis*, *C. draconoides*, *C. tyndaridum*, *C. rimbachii*, *C. rusbyi*, *C. beckii* y *C. santamartensis*. El clado conformado por *C. tyndaridum* y *C. draconoides* se recupera con un soporte alto (100/1) y está relación es apoyada por la cercanía morfológica observada. Se está analizando la posibilidad de sinonimización luego de la revisión de los ejemplares tipo e individuos adicionales de toda el área de distribución (fuera de Perú). Ambas especies presentan una distribución disyunta, que va desde la selva central de Perú hasta el noreste de Brasil (R. Riina, com. pers.). Las especies recientemente descritas: *C. beckii* y *C. santamartensis* no tienen buen soporte para su separación en la filogenia de ITS; sin embargo, los caracteres morfológicos y la ubicación geográfica son lo suficientemente informativos para ayudar a separarlas (Fig. 62), por lo que se necesitaría de un trabajo

mayor en el ámbito molecular. El clado también incluye a *C. rusbyi*, siendo esta una especie muy diferente de los otros miembros de este grupo, como ya se mencionó anteriormente.

El **clado B**, conformado por las especies *C. camposii*, *C. pilulifer*, *C. quadrisetosus*, *Croton* sp. I y *Croton* sp. V (Fig. 56), están en una región totalmente no resuelta del clado B. Los especímenes tentativamente etiquetados como *Croton* sp. I y *Croton* sp. V necesitarían un esfuerzo de colección para aclarar su identidad taxonómica. La relación morfológica que hay entre sus especies es muy variable (como se puede observar en la caracterización morfológica dada para cada una), entendiéndose que se requiere de mayores esfuerzos a nivel molecular para su definición, siendo especies que probablemente sean producto de una reciente diversificación o inclusive hibridación, como se menciona en varios trabajos anteriores (Riina 2006, Van & Berry 2009, 2010a, 2010b, Van Ee 2011).

El **clado C** está representado solamente por la especie de lo que debería considerarse según la lectotipificación de Macbride (1951) como *C. lechleri* (= *C. erythrochyloides*) (Fig. 58) y se muestra como una entidad claramente distinta, en base a caracteres morfológicos, moleculares y geográficos. Hasta el momento, solo se ha reportado en Puno y el Norte de Bolivia.

El **clado D** (Fig. 58) abarca a especies que son muy parecidas morfológicamente, con excepción de las especies *C. charaguensis* y *C. perspeciosus*, puesto que el tipo de pubescencia, tipo y forma de estípula, número de estambres y forma de las flores pistiladas son muy diferentes al resto de especies. Así, ambas especies estarían dentro del mismo clado que la especie *Croton* sp. II, caracterizada por tener flores pistiladas muy delicadas. La especie con mayor variación entre los morfotipos (relativamente diferentes a la especie tipo) es *C. erythrochilus*, la cual requiere de un muestreo más amplio y análisis exhaustivo para determinar la coincidencia morfológica con los

subclados recuperados dentro de esta especie o la decisión de mantener una entidad a nivel específico con alta variabilidad morfológica. El clado representado por la especie *Croton* sp. V. solo se encuentra en Ecuador, pero también fue evaluado en el presente trabajo debido a que antes fue identificado como *C. lechleri*, dada la confusión ampliamente extendida del uso erróneo del nombre *C. lechleri* (ver arriba). Sin embargo, *Croton* sp. VI. difiere del *C. lecheri* típico (*Lechler 2400*) principalmente en la presencia de nectarios extraflorales numerosos y estipitados. La especie *Croton* sp. IV también se encuentra en este clado pero difiere del resto (entre otros caracteres) por la presencia de una estípula muy diferenciable.

El resto de las especies analizadas fueron asignadas con buen soporte a sus respectivas secciones (*Adenophylli*, *Luntia*, *Sampatik*, *Corylocroton*, *Eluteria*).

Distribución geográfica de las especies arbóreas del género *Croton*

Además de la información taxonómica, la revisión de herbarios ayudó a incrementar los registros para los diferentes departamentos, así como realizar correcciones en nombres o distribución; aprender sobre el tipo de vegetación o tipo de suelo preferidos, los periodos de floración, e inclusive datos etnobotánicos, ayudándonos a generar un mejor registro y entendimiento de las especies.

Al ser *Croton* un género tan diverso, se esperaba una amplia distribución en todo el territorio peruano; y siendo las especies estudiadas de porte arbóreo, se esperaba también que su distribución fuera a lo largo de la amazonía peruana. Así, la distribución de las especies cubre la extensión de la Cordillera Oriental y selva amazónica en los departamentos de Amazonas, Ayacucho, Cajamarca, Cusco, Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Piura, Puno, San Martín, Tumbes y Ucayali (Fig. 62). Loreto contiene el mayor número de especies. Esta región es considerada como parte de la ecozona selva baja por SERFOR (2017), que se extiende hasta el departamento de Madre de Dios. Coincide con la incidencia de una vegetación dominada por plantas de

porte arbóreo, en la que *C. erythochilus* tiene la mayor distribución, posiblemente reforzada por la explotación local e industrial por sus propiedades farmacológicas.

En cuanto a la distribución de la sección *Cuneati* en bosques estacionalmente inundados, podría ser una adaptación, previamente reportada por Riina *et al.* (2010); que podría haber dado lugar a la modificación de su carúncula en arilo para su dispersión por peces, así, también se puede ver que la distribución de ambas especies se sobrepone en el departamento de Loreto. También hay evidencia de disyunción geográfica de la especie *C. cuneatus* (con poblaciones en el norte y sur de la selva peruana), siendo *C. tessmannii* mayormente reportada en la parte central, esto puede deberse a la falta de colectas a lo largo de la selva amazónica peruana así como a la falta de estudios para la diferenciación taxonómica de las mismas, ya que esta sección ha sido centro de estudios y reclasificaciones como el resto de secciones del género *Croton* (Riina 2010, Caruzo *et al.* 2011, VanEe *et al.* 2011).

Las distribuciones disyuntas de algunas especies pueden deberse a la falta de colecta, generando vacíos de información geográfica; o por la presencia de alguna barrera geográfica, ecológica o de otros factores (Fausto 2000). Cabe resaltar que en cada caso, las similitudes en tipos de vegetación y rangos altitudinales son mantenidas, estando mayormente distribuidas en bosques primarios o secundarios sobre tierra firme, con ciertas diferencias en las características de los suelos (ver resultados en la distribución y hábitat de cada una de las especies). Lo mismo puede suceder para aquellas especies que tienen distribución puntual.

La selva central tiene un mayor reporte de diversidad en flora y fauna, apoyada en cuatro grandes Áreas Natural Protegidas (ANPs), también con la mayor incidencia de las especies denominadas “sangre de grado”.

7. CONCLUSIONES

1. Para la determinación morfológica de las especies arbóreas del género *Croton* no se cuenta con caracteres diagnósticos únicos por especie, por lo que se requiere emplear una combinación de caracteres, que en su conjunto forman parte de la descripción de las mismas.
2. Los caracteres morfológicos que, en combinación, han mostrado ser útiles para la determinación de las especies son: estípula, nectarios extraflorales, indumento, tipología y longitud de las inflorescencias, disposición de las címulas a lo largo de la inflorescencia, morfología de las flores pistiladas, número de estambres y características de la semilla.
3. Se confirman los caracteres morfológicos y moleculares útiles para la determinación de las secciones. El marcador ITS proporciona mayor información filogenética, aunque no para todas las especies. La región plastidial *trnL-F* es poco útil para delimitar grupos o especies dentro de la secc. *Cyclostigma*.
4. Se ha determinado que en el Perú existen hasta el momento 26 especies arbóreas del género *Croton*, de las cuales, nueve son denominadas “sangre de grado”: *Croton tyndaridum*, *C. charaguensis*, *Croton erythrochilus*, *C. huitotum*, *C. lechleri*, *C. palanostigma*, *C. perspeciosus*, *C. pilulifer* y *C. sampatik*.
5. La especie *C. erythrochilus* es la especie con mayor distribución, registrándose en 10 departamentos. La mayoría de identificaciones definidas (como *C. lechleri*) corresponden a esta especie.
6. Las especies *Croton camposii*, *C. huitotum*, *C. perspeciosus* y *C. tyndaridum* son endémicas; además de las posibles nuevas especies: *Croton* sp. I, *Croton* sp. II, *Croton* sp. III y *Croton* sp. IV; las cuales precisan de mayor trabajo taxonómico.

8. RECOMENDACIONES

1. Reforzar el trabajo de campo para incrementar registros, además de evaluaciones de las localidades tipo, para tener una mejor visión de la distribución real.
2. Consolidar los aspectos taxonómicos, anatómicos, geográficos, moleculares, citogenéticos, ecológicos, entre otros, en el estudio del género *Croton*, para un mejor entendimiento de su biología y evolución.
3. Ampliar los estudios moleculares a nivel genómico-poblacional, particularmente para *C. erythrochilus*, la especie más ampliamente distribuida y comercializada como “sangre de grado”.
4. Realizar evaluaciones de farmacognosia comparativas para las diferentes especies denominadas “sangre de grado”.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdo S., Guaman M. & Flores L. 2014. Comparación del efecto cicatrizante de extractos de guarango (*Caesalpinia spinosa*) y sangre de grado (*Croton lechleri*) en heridas de castración de lechones (*Sus scrofa*). *Revista de la Facultad de Química Farmacéutica* 21: 109.
- Afriyie D. K., Asare G. A., Bugyei K., Lin J., Peng J. & Hong Z. 2015. Mitochondria-dependent apoptogenic activity of the aqueous root extract of *Croton membranaceus* against human BPH-1 cells. *Genetics and molecular research* 14(1): 149–162.
- Ajmal M. & Al-Hemaid F. 2011. Taxonomic significance of trichomes micromorphology in cucurbits. *Saudi Journal of biological sciences* 18(1): 87–92.
- Alonso-Castro A., Ortiz-Sanchez E., Domínguez F., López-Toledo G., Chávez M., Ortiz-Tello A. & García-Carrancá A. 2012. Antitumor effect of *Croton lechleri* Mull. Arg. (Euphorbiaceae). *Journal of Ethnopharmacology* 140: 438–442.
- Arévalo R., Van Ee B., Riina R., Berry P. & Wiedenhoef A. 2017. Force of habit: shrubs, trees and contingent evolution of wood anatomical diversity using *Croton* (Euphorbiaceae) as a model system. *Annals of Botany* 119(1): 563–579.
- Baillon H. 1858. Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris: Masson.
- Baillon H. 1864. Species Euphorbiacearum. Euphorbiacées Américaines. Première partie: Amérique austro-orientale. *Adansonia* 4(1): 257–377.
- Bellesia F., Pinetti A. & Tirillini, B. 1996. Headspace analysis of *Croton lechleri* L. sap. *Journal of Essential Oil Research* 8: 435–437.
- Benson D., Karsch-Mizrachi I., Lipman D., Ostell J. & Wheeler D. 2005. GenBank. *Nucleic Acids Research*. 33, Database issue.
- Berry P.E., Hipp A., Wurdack K., Van Ee B. & Riina R. 2005a. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and the tribe *Crotoneae* (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and *TrnL-TrnF* DNA sequence data. *American Journal of Botany* 92(9): 1520-1534.

- Berry, P. E., Cordeiro, I., Wiedenhoef, A. C., Vitorino-Cruz, M. A., & Ribes de Lima, L. 2005b. *BrasilioCroton*, a new *Crotonoid* genus of Euphorbiaceae ss from eastern Brazil. *Systematic Botany* 30(2): 357-365.
- Brako L & Zarucchi J. 1993. Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. St. Louis, Mo.: Missouri Botanical Garden.
- Burger W., & Huft M. 1995. Family # 113 Euphorbiaceae. Flora Costaricensis. Fieldiana Botany, New Series N° 36.
- Cai Y., Evans J., Roberts M., Phillipson J., Zenk M. & Gleba Y. 1991. Polyphenolic compounds from *Croton lechleri*. *Phytochemistry* 30: 2033–2040.
- Carlson T. & King S. 2000. Sangre de drago: A phytomedicine for the treatment of diarrhea. health notes. *Review of complementary and Integrative Medicine*. 7. 315-320.
- Carlquist S. 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 26–65.
- Carneiro R. & Da Silva M. 2017. An overlooked new species of *Croton* section *Geiseleria* (Euphorbiaceae) from the Brazilian Cerrado, with a key to the species of this section occurring in the state of Goiás and in the Distrito Federal. *Phytotaxa* 329(2): 127–138.
- Carneiro R. & Da Silva M. 2018. Rediscovery of *Croton hadrianii* (Euphorbiaceae), a well distributed but longforgotten species in Brazilian Amazon. *Phytotaxa* 349(2): 141–151.
- Carneiro-Torres D., Cordeiro I., Giulietti A., Berry B. & Riina R. 2011. Three new species of *Croton* (Euphorbiaceae s.s.) from the Brazilian Caatinga. *Brittonia* 63(1): 122–132.
- Caruzo M. & Cordeiro I. 2013. Taxonomic revision of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). *Phytotaxa* 121 (1):1–41.
- Caruzo M., Van Ee B., Cordeiro I., Berry P. & Riina R. 2011. Molecular phylogenetics and character evolution of the “sacaca” clade: Novel relationships of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). 60(1): 193–206.

- Castillo-Quiliano A. & Domínguez-Torrejón G. 2010. Evaluación de la producción de látex de sangre de grado (*Croton lechleri*) en función al diámetro y cuatro periodos de precipitación en poblaciones naturales de Ucayali, Perú. *Ecología Aplicada* 9(2): 61-69.
- Cordeiro I., Berry E., Rossi M. & Van Ee B. 2008. *Croton laceratoglandulosus* (Euphorbiaceae s.s.), a new glandular-stipulate species from Brazil and Bolivia, and its systematic position based on molecular analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158: 493–498.
- Craveiro A. & Silveira E. 1982. 2 Cleistanthane tipo diterpenes from *Croton sonderianus*. *Phytochemistry* 21: 2571–2574.
- Croizat L. 1944. Additions to the genus *Croton* in South America. *Darwiniana* 6: 442-468.
- Darriba D., Taboada G., Doallo R. & Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8): 772.
- Dong W., Xu C., Li C., Sun J., Zuo Y., Shi S., Cheng T., Gul J. & Zhou, S. 2015. *Ycf1*, the most promising plastid DNA barcode of land plants. *Scientific Reports* 5:8348
- Doyle J & Doyle J. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.
- Feio A., Riina R. & Strozi R. 2016. Secretory structures in leaves and flowers of two dragon's blood *Croton* (Euphorbiaceae): New evidence and interpretations. *International Journal Plant Sciences* 177(6): 511–522.
- Feio A., Ore-Rengifo M., Van Ee P. & Riina R. 2018a. Four new species of Dragon's Blood *Croton* (Euphorbiaceae) from South America. *Systematic Botany* 43(1): 212–220.
- Feio A., Meira R. & Riina R. 2018b. Leaf anatomical features and their implications for the systematics of Dragon's blood, *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 187 (1): 614–632.

- Fischer H., Machen T., Widdicombe J., Carlson T., King S., Chow J. & Illek B. 2004. A novel extract SB-300 from the stem bark latex of *Croton lechleri* inhibits CFTR-mediated chloride secretion in human colonic epithelial cells. *Journal of Ethnopharmacology* 93: 351–357.
- Frodin D. 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53: 753–776.
- Gagliardi K., Cordeiro I. & Demarco D. 2017. Flower development in species of *Croton* (Euphorbiaceae) and its implications for floral morphological diversity in the genus. *Australian Journal of Botany* 65: 538–549.
- Gonzales G. & Valerio J. 2006. Medicinal plants from Peru: a review of plants as potential agents against cancer. *Anti-cancer Agents in Medicinal Chemistry* 6: 429–444.
- Govaerts R., Frodin D. & Radcliffe-Smith A. 2000. World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (and Pandaceae), 4 vols. Kew: *Royal Botanic Gardens*.
- Grandtner M. & Chevrette J. 2013. Dictionary of Trees, Volume 2: South America: Nomenclature, Taxonomy and Ecology. Academic Publisher. Quebec, Canada: Elsevier, pp 1172.
- Guerrero R. & Guzmán A. 2004. Bioactivities of latexes from selected tropical plants. *Revista Cubana de Plantas Medicinales* 9(1): 185.
- Guimaraes L. & Secco R. 2010. As espécies de *Croton* L. sect. *Cyclostigma* Griseb. E *Croton* L. sect. *Luntia* (Raf.) G. L. Webster subsect. *Matourenses* G. L. Webster (Euphorbiaceae s.s.) ocorrentes na Amazônia brasileira. *Acta Amazonica* 40(3): 471–488.
- Gupta D., Bleakley B. & Gupta R. 2000. Dragon's blood: Botany, chemistry and therapeutic uses. *Journal of Ethnopharmacology* 115: 361-380.
- Gurgel L., Sidrim J., Martins D., Cechinel V. & Rao V. 2005 In vitro antifungal activity of dragon's blood from *Croton urucurana* against dermatophytes. *Journal of Ethnopharmacology* 97(2): 409-412.

- Hieronymus G. 1846. Revista sistemática de las plantas medicinales, alimenticias o de alguna otra utilidad y de las venenosas, que son indígenas de la República Argentina. Kraft G., Buenos Aires, Argentina, pp 250-260
- Huelsenbeck J. & Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Itokawa H., Ichihara Y., Mochizuka M., Enomori T., Morita H., Shiota O., Inamatsu M. & Takeya K. 1991. A cytotoxic substance from sangre de grado. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 39: 1041–1042.
- Jablonski E. 1967. Euphorbiaceae. En: Maguire B., Lellinger D., Soderstrom T., Koyama T., Smith L., Aristeguieta L., McVaugh R., Wurdack J. & Markgraf F., Botany of the Guayana highland - part VII. *Memories of the New York Botanical Garden* 17: 80-190.
- Johnson A. 2010. An extended IUPAC nomenclature code for polymorphic nucleic acids. *Bioinformatics* 26(10): 1386-1389.
- Jones K. 2003. A review of sangre de drago (*Croton lechleri*) -a South American tree sap in the treatment of diarrhea, inflammation, insect bites, viral infections, and wounds: traditional uses to clinical research. *Journal of Alternative Complementary Medicine* 9(6): 877-96.
- Kearse M., Moir R., Wilson A., Stones-Havas S., Cheung M., Sturrock S., Buxton S., Cooper A., Markowitz S., Duran C., Thierer T., Ashton B., Meintjes P. & Drummond A. 2012. Geneious Basic: A integrated an extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28(12): 1247-1647.
- Krak K. & Mráz P. 2008. Trichomes in the tribe Lactuceae (Asteraceae) - Taxonomic implications. *Versita* 63(5): 616–630.
- Kumar S., Stecher S & Koichiro T. 2016. MEGA7: Molecular Ecolutionary Genetics Analysis versión 7.0. *Molecular biology and evolution*. 33(7): 1870–1874.

- León B, Riina R. & Berry P. 2006. Euphorbiaceae endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13(2): 295-301
- Mabberley D. 1998. The Plant Book: A Portable Dictionary of the Vascular Plants. Cambridge University Press, New York, USA, pp 194, 241.
- Macbride J. 1951. Euphorbiaceae, en Flora of Peru vol. 13 (1). Field Museum of Natural History. Chicago, USA.
- Maddison D. & Maddison W. 2017. Chromaseq: a Mesquite package for analyzing sequence chromatograms. Version 1.3: <http://mesquiteproject.org/packages/chromaseq>
- Mahbubur R. & Akter M. 2013. Taxonomy and medicinal uses of Euphorbiaceae (Spurge) family of Rajshahi, Bangladesh. *Research in Plant Sciencies* 1(3): 74-80.
- Marcelo A., Calderón C., Medina D., Valencia M., Pariona M & Mesa E. 1999. Desarrollando nuestra biodiversidad cultural: sangre de grado” y el reto de su producción sustentable en el Perú. Lima, Peru: Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Medeiros D., Valle L., Esser H. & Válka R. 2016. Floristic and taxonomic treatment of *Croton* subsect. *Medea* (Euphorbiaceae) from Brazilian campos rupestres. *Phytotaxa* 263 (3): 167–201.
- Milanowski D., Winter R., Elvin-Lewis M. & Lewis W.H. 2002. Geographic distribution of three alkaloid chemotipos of *Croton lechleri*. *Journal of Natural Products* 65: 814–819.
- Meza E. & Marcelo A. 1999. Patentes registradas para “sangre de grado” (*Croton* spp.) con relación a la propiedad intelectual en la legislación peruana”. En: E. N. Meza (Ed) Desarrollando nuestra diversidad biocultural: sangre de grado y el reto de su producción sustentable en el Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú, pp 197-259.
- Meza E. & Pariona M. 1999. Nombres aborígenes peruanos de las especies de *Croton* que producen látex denominado “Sangre de grado” en E. N. Meza (Ed.)

- Desarrollando nuestra diversidad biocultural: sangre de grado y el reto de su producción sustentable en el Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú, pp 25-44.
- Martínez-Moreno D., Alvarado-Flores R., Mendoza-Cruz M. & Basurto-Peña F. 2006. Plantas medicinales de cuatro mercados de Puebla. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 79-87.
- Mota E., Rosario D., Silva A., Brasil D., Silveira F. & Dolabela M. 2015. Biological activities of *Croton palanostigma* Klotzsch. *Pharmacognosy Magazine* 11(43):601-606.
- Murillo J. 1999. Composición y distribución del género *Croton* (Euphorbiaceae) en Colombia, con cuatro especies nuevas. *Caldasia* 21(2): 141-166.
- Mwine J. & Van Damme P. 2011. Why do Euphorbiaceae tick as medicinal plants? A review of Euphorbiaceae family and its medicinal features. *Journal of Medicinal Plants Research* 5(5): 652–662.
- Namjoyan F., Kiashi F., Beigom Z., Saffari F. & Sharif B. 2016. Efficacy of dragon's blood cream on wound healing: a randomized, double-blind, placebo-controlled clinical trial. *Journal of Traditional Complementary Medicine* 6(1): 37-40.
- Noronha 2017, Riina R. & Rossi M. 2017. A New Species of *Croton* section *LamproCroton* (Euphorbiaceae) from Southern Brazil. *Systematic Botany* 42(4): 1–5.
- Perdue G., Blomster R., Blake D. & Farnsworth N. 1979. South American plants II: Taspine isolation and anti-inflammatory activity. *Journal of Pharmaceutical Sciences* 68: 124–125.
- Pereira A., Riina R., Caruzo M. 2017. A new species of *Croton* section *LamproCroton* (Euphorbiaceae) from southern Brazil. *Systematic Botany*. 42(4):830-834.

- Peres M., Delle F., Pizzolatti M., Santos A., Beirith A., Calixto J. & Yunes R. 1998. Analgesic compounds of *Croton urucurana* Baillon. Pharmacochemical criteria used in their isolation. *Phytotherapy Research* 12: 209–211.
- Pérez E., Jurupe H., Iparraguirre D., Villamil H. & Huapaya N. 1991. Actividad cicatrizante de cuatro especies de la zona de Huallaga. *Revista de Química* 1: 39–45.
- Phillipson J. 1995. A matter of some sensitivity. *Phytochemistry* 38: 1319–1343.
- Pieters L. 1998. La “sangre de grado” una droga tradicional de Sudamérica, constituyentes biológicamente activos. Abya-Yala, Quito, Ecuador.
- Piñero D. 2008. La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. En: Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp 437-494.
- Pnuma 2007. Perspectivas del Medio Ambiente Mundial GEO4: medio ambiente para el desarrollo. Phoenix Design Aid, Dinamarca.
- Porras-Reyes B., Lewis W., Roman J., Simchowicz L. & Mustoe T. 1993. Enhancement of wound healing by the alkaloid taspine defining mechanism of action. *Society for Experimental Biology and Medicine*, New York, USA. 203: 8–25.
- Rambaut A. 2010. Figtree v1.3.1. Institute of evolutionary biology, University of Edinburgh, Edinburgh: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Riina R. 2006. Molecular systematics of the Neotropical dragon's blood trees *Croton* sect. *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). Dissertation, University of Wisconsin, Madison, U.S.A.
- Riina R. & Berry P. 2010. Two new South American species of *Croton* (Euphorbiaceae) and their phylogenetic affinities. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 67: 23–27.

- Riina R., Van Ee B., Wiedenhoeft A., Cardozo A. & Berry P. 2010. Sectional rearrangement of arborescent clades of *Croton* (Euphorbiaceae) in South America: Evolution of arillate seeds and a new species, *Croton domatifer*. *Taxon* 59(4): 1147–1160.
- Riina R. & Berry P. 2011. *Croton maasii* (Euphorbiaceae), a new species from the western Amazon región. *Blumea* 56(1): 146–148.
- Riina R., Berry P., Secco R., Meier W. & Caruzo M. 2010. Reassessment of *Croton* sect. *Cleodors* (Euphorbiaceae) points to the Amazon basin as its main center of diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 103(3): 33–349.
- Riina R., Berry P. & Van Ee. 2009. Molecular Phylogenetics of the dragon's blood *Croton* Section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): a polyphyletic assemblage unraveled. *Systematic Botany* 34 (2): 360–374.
- Riina R., Berry P. & Cornejo X. 2007. A new species of sangre de drago (*Croton* sect. *Cyclostigma*, Euphorbiaceae) from coastal Ecuador. *Brittonia* 59(1): 97-101.
- Riina, R., Carneiro-Torres, D. S., Peirson, J. A., Berry, P. E., & Cordeiro, I. (2014). Further support for the *Crotoneae* phylogeny: A new species of *BrasilioCroton* (Euphorbiaceae) based on morphological, geographical, and molecular evidence. *Systematic Botany* 39(1): 227-234.
- Riina R., Cumbicus N., Feio A., Cerón C., Meira R. & Berry P. 2015. A new species of dragon's blood *Croton* (Euphorbiaceae) from South America with singular inflorescences. *Webbia* 70:187-192.
- Riina R., Vigo M. & Cerón C. 2014. *Croton condorensis*: an enigmatic new species of Euphorbiaceae from southern Ecuador. *Phytotaxa* 164 (2): 154–158.
- Rivera R. & Mesía L. 2009. Determinación de la flora polinífera del valle de Oxapampa (Pasco-Perú) en base a estudios palinológicos. *Ecología Aplicada* 8(2): 53–59.
- Rossi D., Bruni R., Bianchi N., Chiarabelli C., Gambari A., Medici A., Lista A. & Paganetto G. 2003. Evaluation of the mutagenic, antimutagenic and antiproliferative potential of *Croton lechleri* Muell. Arg. latex. *Phytomedicine* 10: 139–144.

- Salatino A., Salatino M. & Negri G. 2007. Traditional uses, chemistry and pharmacology of *Croton* species (Euphorbiaceae). *Journal Brazil Chemical Society* 18: 11-33.
- Sandoval M., Okuhama N., Clark M., Angeles F., Lao J., Bustamante S. & Miller M. 2002. Sangre de grado *Croton palanostigma* induces apoptosis in human gastrointestinal cancer cells. *Journal of Ethnopharmacology* 80:121-129.
- Sarmiento F. 2000. Diccionario de ecología: paisajes, conservación y desarrollo sustentable para Latinoamérica. Editorial Abya Yala. Quito, Ecuador.
- Sayas R. & Huamán L. 2009. Determinación de la flora polinífera del valle de Oxapampa (Pasco-Perú) en base a estudios palinológicos. *Ecología Aplicada* 8(2): 53–59.
- Solomon J. 2012. W3 TROPICOS–Base de Datos del Missouri Botanical Garden Herbarium (MO) [MBG,<http://www.tropicos.org/>]
- Schneider C., Rasband W. & Eliceiri W. 2012. "NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis", *Nature methods* 9(7): 671-675.
- Sharma P., Parmar J., Verma P. & Goyal P. 2009. Anti-tumor activity of *Phyllanthus niruri* (a medicinal plant) on chemical-induced skin carcinogenesis in mice. *Asian Pacific Journal Cancer Prevention* 10(6): 1089-1094.
- Simpson M. 2006. Plant Systematics. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- Singh R., Xu J. & Kulathinal R. 2012. Rapidly evolving genes & genetic systems. Temple Univeristy, USA: *Oxford University press*.
- Stamatakis A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312-1313
- Stevens P. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Visitado (mayo 2017).
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G. & Bouvet J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.

- Tao Y., Chen H., Zhao Z., Yu Z. & Jiang Z. 2011. Comparison of the chemical profiles and anti-platelet aggregation effects of two “dragon’s blood” drugs used in traditional Chinese medicine. *Journal of Ethnopharmacology* 133: 796-802.
- Thompson J., Gibson T., Plewniak F., Jeanmougin F. & Higgins D. 1997. The Clustal_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25: 4876-4882.
- Ubillas R., Jolad S., Bruening R., Kernan M., King S., Sesin D., Barrett M., Stoddart C., Flaster T., Kuo J., Ayala F., Meza E., Castanel M., Mc Meekin D., Rozhon E., Tempesta M., Barnard D., Huffman J., Smee D., Sidwell R., Soike K., Brazier A., Safrin S., Orland, R., Kenny P., Berova N. & Nakanishi K. 1994. SP-303, an antiviral oligomeric proanthocyanidin from the latex of *Croton lechleri* (sangre de drago). *Phytomedicine* 12: 77–106.
- Urbatsch L., Baldwin B. & Donoghue M. 2000. Phylogeny of the coneflowers and relatives (Heliantheae: Asteraceae) based on nuclear rDNA Internal Transcribed Spacer (ITS) sequences and chloroplast DNA restriction site data. *Systematic Botany* 25 (3): 539-565.
- Vaisberg A., Milla M., Planas M., Cordova J., Rosas de Agusti E., Ferreyra R., Mustiga M., Carlin L. & Hammond, G. 1989. Taspine is the cicatriz ant principle in sangre de grado extracted from *Croton lechleri*. *Planta Medica* 55: 140–143.
- Van Ee B.W. & Berry, P.E. 2009. The circumscription of *Croton* section *Crotonopsis* (Euphorbiaceae), a North American endemic. *Harvard Papers in Botany*. 14: 61–70.
- VanEe B. & Berry P. 2010a. Taxonomy and phylogeny of *Croton* section *Heptallon* (Euphorbiaceae). *Systematic Botany* 35(1): 151–167.
- VanEe B. & Berry P. 2010b. Typification notes for *Croton* (Euphorbiaceae). *Harvard Papers in Botany* 15: 73–84.
- Van Ee B., Berry P., Riina R. & Gutiérrez J. 2008. Molecular phylogenetics and biogeography of the Caribbean-Centered *Croton* subgenus *MoaCroton* (Euphorbiaceae s.s.). *Botanical Review (Lancaster)* 74: 132–165.

- Van Ee B., Riina R. & Berry P. 2011. A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World *Croton*. *Taxon* 60(3): 791–823.
- Vega M. 2001. Etnobotánica de la Amazonía Peruana. Abya-Yala, Quito, Ecuador.
- Vitarelli N., Riina R., Caruzo M., Cordeiro I., Fuertes-Aguilar J. & Meira R. 2015. Foliar secretory structures in *Crotoneae* (Euphorbiaceae): diversity, anatomy, and evolutionary significance. *American Journal of Botany* 102 (6): 833–847.
- Vitarelli N., Riina R., Cassino M. & Meira R. 2016. Trichome-like emergences in *Croton* of Brazilian highland rock outcrops: Evidences for atmospheric water uptake *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 23(13): 23.
- Webster G. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24(5/6): 593–601.
- Webster G. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* L. (Euphorbiaceae). *Taxon* 42: 793–823.
- Webster G. 1994. Clasification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garde* 81: 3–32.
- Webster G. 2001. Synopsis of *Croton* and *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) in western tropical Mexico. *Contributions from the university of Michigan Herbarium* 23: 353–388.
- White T., Bruns T., Lee S. & Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR protocols: a guide to methods and applications* 31: 315-322.
- Wiedenhoeft A., Riina R. & Berry P. 2009. "Ray-intrusive" laticifers in species of *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). *IAWA Journal* 30(2): 135-148.
- Williams J. 2001. Review of antiviral and immunomodulating properties of plants of the Peruvian rainforest with a particular emphasis on uña de gato and sangre de grado. *Alternative Medicine Review* 6(6): 567–579.

Wurdack K. & Davis C. 2009. Malpighiales phylogenetics: Gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *American Journal of Botany* 96(8): 1551-1570.

10. ANEXOS

Anexo 1. Distribución de las especies de *Croton* spp. denominados “sangre de grado” en el Perú según fuentes bibliográficas y herbarios respectivos.

ESPECIES DEL GÉNERO <i>CROTON</i> “SANGRE DE GRADO” EN EL PERÚ				
Especie	Subgénero	Sección	Fuentes bibliográficas y/o herbarios referenciales	Distribución en Perú
<i>C. charaguensis</i> Standl	Adenophylli	Cyclostigma	Grandtner M. & Chevrette J. 2013; Herbario MO.	JU
<i>C. erythrochilus</i> Müll. Arg.	Adenophylli	Cyclostigma	Brako L & Zarucchi J. 1993; Grandtner M. & Chevrette J. 2013; Herbario MO, Herbario USM.	AP, CU, HU, JU, LI, LO, PA, SM, TU, UC
<i>C. erythrochylodes</i> Croizat	Adenophylli	Cyclostigma	MOL	CU
<i>C. lechleri</i> Müll. Arg.	Adenophylli	Cyclostigma	Macbride J. 1892; Brako L & Zarucchi J. 1993; Meza E. & Marcelo R. 1999; Meza E. & Pariona M. 1999; Grandtner M. & Chevrette J. 2013.	AM, CA, CU, HU, LO, MD, PA, SM, UC
<i>C. palanostigma</i> Klotzsch	Geiseleria	Luntia	Meza E. & Marcelo R. 1999; Meza E. & Pariona M. 1999; Macbride J. 1892; Brako L & Zarucchi J. 1993	LO, MD, SM, UC
<i>C. perspicuosus</i> Croizat	Adenophylli	Cyclostigma	León, B. <i>et al.</i> 2006; Macbride J. 1892, Meza E. & Marcelo R. 1999; Meza E. & Pariona M. 1999	AM, AY, CA, CU, JU, PA, SM, UC
<i>C. quadrisetosus</i> Lam.	Adenophylli	Cyclostigma	Macbride J. 1892; Brako L & Zarucchi J. 1993; Herbario MO.	CA, CU, JU, HU
<i>C. rimbachii</i> Croizat	Adenophylli	Cyclostigma	Meza E. & Marcelo R. 1999; Meza E. & Pariona M. 1999; Herbario MO	PA, SM
<i>C. rusbyi</i> Britton ex Rusby	Adenophylli	Cyclostigma	Herbario MO	CU
<i>C. sampatik</i> Muell. Arg	Quadrilobi	Sampatik	Macbride J. 1892; Brako L & Zarucchi J. 1993; Meza E. & Marcelo R. 1999; Meza E. & Pariona M. 1999; Herbario MO; Herbario USM.	AM, CU, PA, SM, CU, HU
<i>C. tarapotensis</i> Müll. Arg	Adenophylli	Adenophylli	León, B. <i>et al.</i> 2006; Macbride J. 1892.	SM
<i>C. tyndaridum</i> Croizat	Adenophylli	Cyclostigma	León, B. <i>et al.</i> 2006; Macbride J. 1892; Herbario MO, USM.	JU, SM

AM: Amazonas, AY: Ayacucho, AP: Apurímac, CA: Cajamarca, CU: Cusco, HU: Huánuco, JU: Junín, LO: Loreto, MD: Madre de Dios, PA: Pasco, SM: San Martín, TU:

Tumbes, UC: Ucayali

Anexo 2. Cuadro comparativo de caracteres morfológicos de las especies arbóreas del género *Croton* L. (Euphorbiaceae) presentes en Perú.

Caracteres	Margen de hoja	Forma de estipula	Tricomias estipula	Tipo nectarios extraflorales	Estípites de glándulas	Número nectarios extraflorales (abaxial / adaxial)	Tricomias adaxial	Tricomias abaxial	Presencia de coléteres en margen de hoja	Disposición sépalos	Forma de sépalos flores estaminadas	Forma de sépalos flores pistiladas	Apice de pétalos de flores pistiladas	Estilos	Forma de fruto	Carúncula	Forma de carúncula	Notas
<i>Croton amentiformis</i>	dentado a denticulado	subulado	estrellado a multirradiado	basilaminar			estrellado a fasciculado	estrellado a fasciculado	ausente									
<i>C. beckii</i>	entero	linear - subulado	estrellado	acropeciolar	sésil a cortamente estipitado	2/0	fasciculados a fasciculados estipitados	estrellado - porrectos estipitados	presente	valvado	?	?	?	bífido	?	?	?	
<i>C. beetlei</i>	serrado a serrulado	caedizo	—	acropeciolar	presente	2/0	estrellado	estrellado	presente		ovado		agudo-acuminado	libres, bífido	tricoco	presente		
<i>C. cajucara</i>	entero a ligeramente crenado	linear - subulado	—	acropeciolar, separación marcada con la base del limbo	presente	2/0		dentado-lepidoto (50-80%), abundante	ausente	imbricado	ovadas	ovado	agudo	unidos,	—	—	—	sépalos bastante unidos en la base
<i>C. camposii</i>	entero	subulado	fasciculado o rosulado porrecto	basilaminar	estipitado o sésil	6-8/0	fasciculados a rosulados	rosulado	presente	valvado	ovado	cuneados - valvado	agudo	libres, doblemente bífidos	globoso trilobado	presente	trapezoidal	Flores femeninas pediceladas
<i>C. charaguensis</i>	serrulado	foliar, con numerosas puntas	—	acropeciolar y basilaminar	presente en lado abaxial	2/numerosas	fasciculado	fasciculado (7 a 8 radios)	presente	valvado	ovado	oblanceolado	agudo	libres, bífidos, ensanchados en la base	subgloboso	presente	trapezoidal	Inflorescencia corta.
<i>C. condorensis</i>	ligeramente dentado	linear	estrellados	acropeciolar	subsésil a ausente	—	estrellado	estrellado	presente		obovado	triangular-lanceolado	agudo	libres, bífido	subgloboso, ligeramente trilobado	conspicua	—	
<i>C. cuneatus</i>	mayormente entero	subulado	lepidoto	acropeciolar	subsésil	2/0	dentado-lepidoto	lepidoto (subentero)	presente	valvado	lanceolado-ovado	ovado	redondeado	libres, bífidos	fuertemente trilobado	ausente	—	arilo cubriendo todo el lado ventral de la semilla
<i>C. erythrochilus</i>	entero	subulado - acicular	glabro	acropeciolar	ausente	2/0	estrellado, multirradiado	estrellado estipitado con radios mayores a 0.5 mm	presente, margen	valvado	ovado			libres, bífidos	trilobado, pequeño	presente		Ovario muy pubescente con tricomas...
<i>C. fragrantulus</i>	serrulado	acicular	—	acropeciolar	ausente	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	

<i>C. huitotorum</i>	entero	linear?	—	basilaminar	ausente	2/0	estrellados	fasciculado (5 a 7 radios)	ausente	revoluto	ovadas, oblanceoladas	ovada-oblanceolada unidas hasta la mitad	agudo	multifido (10-12)	—	—	—	base del filamento no engrosado
<i>C. lechleri</i> = <i>C. erythrochyl oides</i>	entero	casi imperceptible		acropeciolar	ausente	2/0					ovada triangular							
<i>C. maasii</i>	entero	linear	lepidoto	acropeciolar	ausente	0/2			presente	valvado		ovado triangular	agudo	libres, bifidos	globoso	presente	ovoide	A veces flores pistiladas con pétalos reducidos a un filamento con una glándula reducida en el ápice.
<i>C. matourensis</i>	entero	reducido a glándulas?	—	basilaminar	ausente	2/0	fasciculado y multirradiado	estrellado estipitado	presente, con tricomas simple alrededor	valvado	ovado	—	—	unidos, bifidos?	—	—	—	—
<i>C. palanostigma</i>	entero	lanceolada	glabra	basilaminar	ausente	2/0			ausente	ligeramente imbricado/revoluto	ovado triangular	ovado	agudo	unidos en la base, multifidos y ensanchados en la base				Hoja palmatipartida
<i>C. perspicuosus</i>	aserrado	foliar, flaveliforme		basilaminar	presente	2-4/ 7 - 10	multirradiado	multirradiado, abundante	presente	valvado	ovado	lanceolada-ovada	agudo	libres, bifidos a veces doblemente bifido, ensanchados en la base	subgloboso	presente	trapezoidal	—
<i>C. pseudofragrans</i>	entero	—	—	acropeciolar	ausente	2/0	—	—										
<i>C. quadrisetosus</i>																		
<i>C. rusbyi</i>	entero	Foliar, con numerosas puntas	rosulado	acropeciolar	presente	2/0	rosulado porrecto	rosulado porrecto	presente	—	—	oblonga	agudo, con el ápice invertido hacia abajo	libres, bifido	trilobado	presente	huella de carúncula ramificada con tres puntas	—
<i>C. sampatik</i>	aserrado	foliar, con algunas puntas, ovada	rosulado	acropeciolar	ausente	0/2-4	rosulado-plano fasciculado	rosulado	ausente	valvado	ovado	ovado	agudo	libres, bifido	trilobado, subgloboso	presente		Glándulas estipitadas en margen de hoja.
<i>C. spruceanus</i>																		
<i>C. schiedeanus</i>	entero a ligeramente crenado	subulado							presente	valvado								Inflorescencias axilares
<i>C. tessmannii</i>	mayormente aserrado	subulado - acicular	lepidoto	acropeciolar	ausente	2/0	dentado-lepidoto porrecto	dentado-lepidoto porrecto (escaso)	presente	valvado	ovado	ovado	agudo	libres, bifidos	trilobado	ausente	—	arilo cubriendo la parte superior del lado ventral de la semilla, a veces presenta pétalos reducidos
<i>C. tumbesinus</i>	entero	linear filiforme	glabro o tricomas estrellados esparcidos	basilaminar	presente	2-4/0	estrellado-multirradiado a veces porrecto	estrellado-multirradiado a veces porrecto	presente	valvado a ligeramente	ovado-lanceolado	ovado	?	libres, bifidos	globoso trilobado	presente	trapezoidal	

										imbrincado								
<i>C. tyndaridum</i>	serrado a ligeramente crenado	subulado		acropeciolar	ausente	2/0			presente	valvado	ovado	ovado triangular	agudo	libres, bifidos	subgloboso, ligeramente trilobado	presente	trapezoidal	
<i>C. pachypodus</i>	entero	—	—	acropeciolar	ausente	2	—	dentado-lepidoto	ausente	valvado					subgloboso, ligeramente trilobado	presente	—	Frutos y semillas muy grandes
sp-I (sp018, sp027)	entero	subulado - acicular		acropeciolar y basilaminar	presente	2-4/7-10				valvado	ovado	ovado triangular	agudo	libres, bifidos	globoso	presente		Flores pistiladas muy estipitadas?
sp-IV (sp176, sp180)	entero	foliar incisiva, con varias puntas con coléteres	estrellado	acropeciolar y basilaminar	muy corto, hacia lado adaxial	2/numerosas	fasciculado y rosulado (radio <0.2 mm)	multirradiado y estrellado con umbo prominente	casi imperceptible	valvado	ovado con 2 venas principales	subulada -linear	agudo	libres, bifidos	trilobado	presente	trapezoidal	glándulas en base del pedicelo, flor y de cada sépalo.
sp-VI (sp197, sp198)	entero	auricular, coléteres en la punta, mantienen este tipo de tricomas cuando ramas jóvenes-					estrellado-porrecto y rosulado porrecto (<0.25 mm long.)	multirradiado plano (radios >0.5mm long)		valvado	ovado	ligeramente espatulada	agudo	libres, bifidos	trilobado, pequeño	presente		
sp-VII (sp166)	entero a veces aserrado	foliar, en ramas jóvenes	multirradiado plano	basilaminar	presente, hacia lado abaxial	2/numerosos	estrellado-porrecto y rosulado porrecto (<0.25 mm long.)	multirradiado plano (radios >0.5mm long)	presente, lado adaxial.									

Anexo 3. Cuadro de ocurrencias de las especies de *Croton* L., señalando el total de número de especies por departamento en el lado inferior y el número de departamentos en el que se encuentra cada especie en el lado derecho; aquellas con color anarajando son las denominadas “sangre de grado.

#	Especie	AM	AY	CA	CU	HU	JU	LO	MD	PA	PI	PU	SM	TU	UC	# Dep. Registrados por especie
1	<i>Croton amentiformis</i>										1		1			2
2	<i>Croton beetlei</i>													1		1
3	<i>Croton cajucara</i>								1							1
4	<i>Croton camposii</i>						1									1
5	<i>Croton cuneatus</i>					1	1	1	1	1					1	6
6	<i>Croton fragrantulus</i>				1	1										2
7	<i>Croton lorentensis</i>							1								1
8	<i>Croton maasii</i>							1								1
9	<i>Croton matourensis</i>	1				1		1	1							4
10	<i>Croton pachypodus</i>	1			1	1		1	1				1		1	7
11	<i>Croton pseudofragrans</i>							1								1
12	<i>Croton quadrisetosus</i>			1			1									2
13	<i>Croton rusbyi</i>				1											1
14	<i>Croton schiedeana</i>							1	1				1	1		4
15	<i>Croton</i> sp. II						1									1
16	<i>Croton spruceanus</i>							1								1
17	<i>Croton tessmannii</i>							1							1	2
18	<i>Croton tumbesinus</i>													1		1
19	<i>Croton tyndaridum</i>	1		1			1			1						4
20	<i>Croton charaguensis</i>						1									1
21	<i>Croton erythrochilus</i>	1			1	1	1	1		1		1	1	1	1	10
22	<i>Croton huitotorum</i>							1								1
23	<i>Croton lechleri</i>											1				1
24	<i>Croton palanostigma</i>							1	1				1		1	4
25	<i>Croton perspicuosus</i>		1	1	1		1			1			1			6
26	<i>Croton pilulifer</i>				1					1						2
27	<i>Croton sampatik</i>	1			1	1		1		1			1		1	7
28	<i>Croton</i> sp. I									1			1			2
29	<i>Croton</i> sp. IV							1	1	1						3
30	<i>Croton</i> sp. VI												1			1
31	<i>Croton</i> sp. VI	1		1												2
32	<i>Croton</i> sp. VII	1			1											2
	Especies por departamento	7	1	4	8	6	8	14	7	8	1	2	9	4	6	

11. GLOSARIO

Actinodódroma, mo: Se aplica a la nervadura de ciertas hojas, cuyos nervios se desvían, a partir de la base, de manera radiada, como en *Tropaeolum*³.

Broquidódroma: Término para los nervios foliares secundarios que antes de alcanzar el borde de la hoja se arquean y se enlazan entre sí³.

Carúncula: Arilo micropilar de pequeñas dimensiones, como el que se observa en las semillas de las euforbiáceas³.

Címula: Cima de pequeño desenvolvimiento, generalmente más o menos contraída³.

Coléter: Estructuras secretoras externas que se encuentran en el margen de las hojas, en la base, margen y ápice de las estípulas, además de las flores estaminadas y pistiladas (Feio *et al.* 2016).

Craspedódroma, mo: Dícese de los nervios foliares secundarios que llegan hasta el mismo borde de la hoja³.

Holotipo: Único elemento–ejemplar o ilustración- usado por el autor o designado por él como tipo nomenclatural⁴.

Isolectotipo: ejemplar duplicado del lectotipo⁴.

Lectotipo: elemento (ejemplar o ilustración) del material original designado como tipo nomenclatural si al publicarse el nombre no se indicó el holotipo, o si el holotipo falta, o si se reconoce que corresponde a más de un taxón⁴.

Lepidoto: Escamoso o cubiertos de tricomas escuamiformes³.

Paratipo: cualquier ejemplar citado en el protólogo que no sea ni el holotipo ni un isotipo, ni tampoco uno de los sintipos cuando en el protólogo dos o más ejemplares se designaron simultáneamente como tipos⁴.

Neotipo: Ejemplar o ilustración seleccionados para servir de tipo nomenclatural cuando no exista material original o mientras falte⁴.

³ Diccionario de Botánica de Pio Font Quer

⁴ <http://herbarium.ugr.es/pages/imagenes/tipos-nomenclaturales/index>

Pateliforme: Forma de una rótula; e.g. las glándulas de algunas especies del género de *Diospyros* (Ebenaceae)⁴.

Porrecto: Extendiéndose hacia afuera y hacia adelante⁵.

Reduplicado: Aplicado a los órganos laminares que tienen los márgenes doblados o encorvados hacia abajo o hacia afuera, especialmente cuando se trata de los segmentos foliares de las frondas de las palmas. En la prefloración y en la foliación, dícese de la que, siendo valvar, tiene los bordes foliares encorvados hacia la parte inferior o envés de la hoja³.

Sintipos: cualquier ejemplar citado en el protólogo cuando no hay holotipo, o cualquiera de dos o más ejemplares designados simultáneamente como tipos en el protólogo⁴.

Umbo: elevación redondeada o protuberancia en el extremo o en el lado de un órgano sólido; cónico o convexo en el centro⁶.

⁵ <http://Sweetgum.nybg.org/science/glossary>

⁶ <http://mobot.org/mobot/latindict/keyDetail.aspx?KeyWord=umbo>